

DARWINILAINEN DUALISMI

Filosofis-historiallinen tutkielma luonnonvalinnan ja sukupuolivalinnan suhteesta

Petri Koskinen
Pro-gradu -tutkielma
Teoreettinen filosofia
Humanistinen tiedekunta
Helsingin yliopisto
Marraskuu 2019
Ohjaajat: Jani Raerinne & Raul Hakli



Tiedekunta – Fakultet – Faculty Humanistinen tiedekunta		Koulutusohjelma – Utbildningsprogram – Degree Programme Teoreettinen filosofia
Tekijä – Författare – Author Petri Koskinen		
Työn nimi – Arbetets titel – Title Darwinilainen dualismi: Filosofis-historiallinen tutkielma luonnonvalinnan ja sukupuolivalinnan suhteesta		
Oppiaine/Opintosuunta – Läroämne/Studieinriktning – Subject/Study track Teoreettinen filosofia		
Työn laji – Arbetets art – Level Pro-gradu -tutkielma	Aika – Datum – Month and year Marraskuu 2019	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 54
Tiivistelmä – Referat – Abstract <p>Darwin käsitti valintojen suhteen niin, että vaikka sukupuolivalinta voi vastustaa luonnonvalintaa, se toimii silti vain tämän suomissa puitteissa. Darwin ei painottanut valintojen suhdetta eikä niiden yhteismitallisuutta, ja tulkitsen tästä johtuvaksi biologian historiassa noin sata vuotta kestäneen sukupuolivalinnan laiminlyönnin. Darwin jätti sanomatta riittävän selvästi, että pariutuminen, siinä missä selviytyminenkin, on lisääntymisen ehto. Tulkitsen sukupuolivalinnan laiminlyönnin historiaa valintojen suhteen kautta: miksi merkittävimmät sukupuolivalinnan vastustajat Wallace ja Huxley pitivät sukupuolivalintaa luonnonvalinta. Darwinin ja Wallacen kirjeenvaihdosta käy ilmi, että Wallace koki valinnat ristiriitaisiksi. Toisaalta hänen syynsä sivuuttaa sukupuolivalinta johtuivat myös hänen olettamuksestaan, että kaikkien ominaisuuksien tuli olla hyödyksi. Huxleyn syyt pitää sukupuolivalintaa luonnonvalintana ovat moninaisemmat, sisältäen muun muassa rajoittumisen vain yksiavioisiin lajeihin ja vetoamisen sukupuolivalintaa koskeissa kysymyksissä sukupuolivalintavastaisiin lähteisiin (Sturtevant 1915, 1920). Myös hänen käsityksensä evoluutiosta edistykseenä lisäsi hänen ennakkoluulojaan sukupuolivalintaa kohtaan. Kuitenkin merkille pantavin syy, miksi Huxley piti sukupuolivalintaa luonnonvalinta on se, että hän luki kaikki lisääntymiserot luonnonvalinnaksi. Näin sukupuolivalinta, jonka hän tulkitsi lisääntymistehosteena sisältyi luonnonvalintaan. Tällä on yhteys myöhemmin Mayrin tekemään huomioon, että jos kelpoisuus tulkitaan geenikohtaiseksi, sukupuolivalinta sisältyy luonnonvalintaan. Myös tuolloin valintaoppi pelkistyy kaikiksi lisääntymiseroina yhteensä niin, ettei eri valinnat jäsenny. Viimeisen luvun pääasiallinen tehtävä on pyrkiä määrittelemään peruskäsitteet darwinilainen tulkinta valintojen suhteesta mahdollistavalla tavalla.</p> <p>Vallitsevan tulkinnan mukaan sukupuolivalinta on luonnonvalintaa. Yhdeksästä vallitsevaa valintojen suhdetta puoltavasta lähteestä vain kaksi perustelee kannan. Toinen niistä on Endler (1986). Hänen mukaansa pariutumiserot seuraava sukupuolivalinta on luonnonvalintaa, koska pariutumiserot sisältyvät kelpoisuuseroihin, jotka puolestaan ovat osa luonnonvalintaa. Toinen vallitsevaa valintojen suhdetta oikeuttava lähde on Stearns ja Hoekstra (2000). He katsovat riippuvaksi luonnonvalinnan määrittelytavasta, onko esimerkiksi riikinkukon pyrstö luonnonvalinnan vai sukupuolivalinnan seuraus. Heidän mukaansa on nykyaikaisen tavan mukaista määritellä luonnonvalinta eroiksi sekä selviytymisessä että lisääntymisessä. Nykyaikaisella tavalla määriteltynä sukupuoli-valinta sisältyy luonnonvalintaan, ja riikinkukon pyrstö on luonnonvalinnan seuraus. Päättely muistuttaa Endleriä, mutta kelpoisuuden tilalla on lisääntyminen: koska kaikki lisääntymiserot ovat luonnonvalintaa, niin myös pariutumismenestyksestä seuraavat lisääntymiserot ovat luonnonvalintaa. Vallitseva valintojen suhde perustuu nykyaikaiseen luonnonvalinnan määritelmään, mutta mistä se on peräisin ja onko lisääntymis- tai kelpoisuuserot luonnonvalinnallinen yksinoikeus? Päädyn määrittelemään luonnonvalinnan selviytymiserot seuraaviksi lisääntymiseroina. Tämä luonnonvalinnan määritelmä ei yksioikoisesti sisällä kaikkia lisääntymiseroja, vain selviytymiserot koituvat. Suosin sukupuolivalinnan määrittelemistä pariutumiserot seuraaviksi lisääntymis-eroiksi. Lisääntyminen on valinnat yhteismitallistava käsite. Valintojen todellinen suhde ilmenee kelpoisuudessa.</p>		
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Luonnonvalinta, sukupuolivalinta, valintojen suhde, biologian filosofia, biologian historia		
Ohjaaja tai ohjaajat – Handledare – Supervisor or supervisors Jani Raerinne & Raul Hakli		
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Keskuskampanuksen kirjasto		
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information		

Sisällysluettelo

1 Johdanto	1
2 Darwin ja Wallace.....	2
2.1 Darwinilainen valintojen suhde	2
2.2 Darwinilaisen ja wallacelaisen valinnan ero	5
2.3 Darwinin ja Wallacen ero toissijaisia sukupuoliominaisuuksia koskien	8
2.4 Osion päätäntö.....	12
3 Huxley	14
3.1 Sturtevant, Morgan ja kärpäskokeet Huxleyn käsitysten taustalla.....	14
3.2 Huxley ja sukupuolten välinen sukupuolivalinta	16
3.3 Huxley yksi- ja moniavioisuudesta	20
3.4 Huxley ja sukupuolen sisäinen sukupuolivalinta	21
3.5 Huxleyn sukupuolivalinta-artikkelit vuodelta 1938 ja Moderni synteesi -kirja....	22
3.6 Osion päätäntö.....	24
4 Mayr	26
4.1 Mayr ja sukupuolivalinta.....	26
4.2 Mayr ja valintojen suhde	29
4.3 Osion päätäntö.....	33
5 Vallitsevan valintojen suhteen kriittinen tulkinta	35
5.1 Vallitseva valintojen suhde	35
5.2 Selviytymisen ja lisääntymisen suhde.....	38
5.3 Pariutumisen ja lisääntymisen suhde	42
5.4 Selviytymisen, pariutumisen ja lisääntymisen suhde.....	43
5.5 Kelpoisuuden ja sopeutuneisuuden suhde.....	44
5.6 Osion päätäntö.....	45
6 Päätäntö	48
7 Lähdeluettelo.....	49

1 Johdanto

Tutkielmani aihe on evoluutiobiologian keskeisten käsitteiden, luonnonvalinnan ja sukupuolivalinnan suhteen historiallinen kehitys ja vallitsevan valintojen suhteen kriittinen tulkinta. Biologian historiassa on noin sadan vuoden jakso jona sukupuolivalinta – muutamien poikkeuksin – joko sivuutettiin tai se samaistettiin luonnonvalintaan. Syitä tälle painotukselle ei vielääkään pidetä ilmeisinä. On mahdollista, että sukupuolivalinnan laiminlyönnin historia liittyy siihen, ettei Darwin määritellyt valintoja yhteismitallisiksi. Siitä johtuen, sukupuolivalinnalta puuttui tarkka toimintaperiaate ja suhde luonnonvalintaan.

Ensimmäisessä luvussa näytän Darwinin valintojen suhdetta koskevan ajattelun kehittymisen *Lajien synnystä* (1859) *Ihmisen polveutumiseen* (1871), vertaan Wallacen ja Darwinin käsityksiä valintojen toimintaperiaatteista ja käsittelen Wallacen valintojen suhdetta koskevien ajatusten muuttumista. Se että Wallace koki valinnat ristiriitaisiksi voi viitata siihen, että sukupuolivalinnan ongelma oli Darwinin jäsentymättömässä valintojen suhteessa.

Toisessa luvussa käsittelen 1900-luvun puolivälin merkittävintä sukupuolivalinnan vastustajaa, Julian Huxleytä. Taustoitin hänen näkemyksiään ja seuraan niiden kehitystä. Tarjoan eri syitä sille, miksi Huxley tulkitsi sukupuolivalinnan luonnonvalinnaksi. Hän päätyy valintojen suhteen kannalta tärkeään tulokseen lisääntymisen ja luonnonvalinnan suhteesta.

Kolmannen luvun alku on osa Huxley-jatkumoa, mutta luvun päähenkilö, Ernst Mayr katkaisee yhteyden paitsi Huxleyhyn, mutta myös geneettiseen evoluutiokäsitykseen. Mayr käsitti, että valinnan taso ja siihen liittyvä kelpoisuuden tulkinta voi määrittää valintojen suhteen.

Neljäs luku koskee nykyistä vallitsevaa käsitystä valintojen suhteesta, jonka mukaan sukupuolivalinta on luonnonvalintaa, edelleen. Arvioin tulkinnan puolesta esitettyjä väitteitä kriittisesti. Käsittelen kysymystä peruskäsitteiden suhteina.

2 Darwin ja Wallace

Luvun ensimmäisessä alaluvussa näytän, kuinka Charles Darwinin käsitys luonnonvalinnan ja sukupuolivalinnan suhteesta kehittyi *Lajien synnystä Ihmisen polveutumiseen*. Toisessa alaluvussa tutustutan lukijan Alfred Wallaceen ja hänen Darwinista eriäviin näkemyksiinsä. Wallace on yksi tärkeimmistä sukupuolivalinnan vastustajista. Edelleen suosittu ”utilitariaaninen” selitys kantautuu hänen näkemyksestään. Sen mukaan Darwinin sukupuolivalinnalla selittämät mahdollisesti haitalliset, toissijaiset sukupuoliominaisuudet ovat hyödyllisiä ja täten luonnonvalinnalla selitettäviä piirteitä. Silloin sukupuolivalinnasta tulee luonnonvalintaa.

2.1 Darwinilainen valintojen suhde

Darwin kuvaa luonnonvalinnan ja sukupuolivalinnan suhdetta *Lajien synnyssä* niin, että sukupuolivalinta ei ole yhtä ankara¹ kuin luonnonvalinta (Darwin 1859, 88). Sukupuolivalinta riippuu saman lajin urosten keskinäisestä kamppailusta naaraista eikä olemassaolon kamppailusta (Darwin 1859, 120,128). Sukupuolivalinnan vähäisempi ankaruus seuraa siitä, että toisin kuin luonnonvalinta, sukupuolivalinta ei liity olemassaolon kamppailuun, koska ”taistelun tuloksena ei ole tappiolle joutuneen kilpailijan kuolema vaan tämän jälkeläisten vähälukuisuus tai täydellinen puute” (Darwin 1859, 88 suom. Koskimies 1928, 122).

Yksinomaisena kuvauksena valintojen suhteesta väite sukupuolivalinnasta luonnonvalintaa vähemmän ankarana on perusteetta sukupuolivalintaa väheksyvä. Epäoikeutettu kuvaus perustuu siihen, kuinka valinnat vertautuvat olemassaolon kamppailuun. Vertailukohdan myötä Darwin suhteuttaa kuoleamisen ja jälkeläisten jopa täydellisen puutteen tavalla, joka on evolutiivisesti perustelematon: kaikki kuolevat,

1 Englanniksi ”rigorous”. Kaikki *Lajien synnyn* ja *Ihmisen polveutumisen* suomentajat (Koskimies 1928, 122, Ranta 2009, 80, Leikola 2015, 235) ovat kääntäneet sen ”ankara”. *Lajien synnyssä* Darwin kuvaa sukupuolivalinnan suhdetta luonnonvalintaan myös ilmauksella ”less rigid” (Darwin 1859, 156-157, 158), jonka Koskimies kääntää ”vähemmän ankara” (Koskimies 1928, 207, 205). Sen sijaan Rannan käännöksessä sukupuolivalinta on luonnonvalintaa joustavampi (Ranta 2009, 140) tai ”toimii vähemmän jäykästi kuin tavallinen valinta” (Ranta 2009, 138). Jos suomentajaa ei mainita, käännös on oma.

mutta kaikki eivät lisäänty. Mikäli sukupuolivalinta voi kerryttää eliöihin luonnonvalinnan vastaisia ominaisuuksia, täytyy sen voida vaikuttaa lisääntymiseen. Olemassaolon kamppailu -vertaus on epäolennainen valintojen suhteen kannalta. Mahdollisesti hänen lähipiirinsä varautunut asenne sukupuolivalintaa kohtaan selittää Darwinin *Lajien synnyssä* esittämän ankaruus-erottelun, mikä muutoin jää vaille tarkempaa selvennystä.²

Kaksitoista vuotta myöhemmin Darwin kuitenkin toistaa *Lajien synnyssä* esittämänsä kuvauksen sukupuolivalinnasta vähemmän ankarana. Vertaus kuitenkin jää täysin irralliseksi tässä teoksessa lausumastaan varsinaisesta valintojen suhteesta. Hän kirjoittaa, kuinka ”luonnonvalinnan kautta kehittyneillä rakenteilla on useimmissa tapauksissa tietty raja, jonka ylittävät muunnokset eivät enää ole hyödyksi alkuperäisiin tarpeisiinsa”, mutta jatkaa: ”mitä tulee rakenteisiin, joiden avulla yksi koiras voittaa toisen joko taistelussa tai naaraan hurmaamisessa, edullisilla muunnoksilla ei ole mitään rajaa niin, että sukupuolivalinta jatkuu niin kauan kuin sopivia muunnoksia syntyy” (Darwin 1871, 278-279 suom. Leikola 2015, 235). Myöhemmin kun käsitelen Wallacen ja Darwinin poikkeavia käsityksiä valinnan toimintaperiaatteista, mukaan tulee käsitteitä joiden avulla voi hahmottaa valintojen eroja, joista Darwin tässä kirjoittaa, tarkemmin.

Sukupuolivalinnan seurauksena tapahtuvalla kehityksellä ei välttämättä ole yksilön selviytymisen kannalta myönteisiä vaikutuksia. Sukupuolivalinnalle on mahdollista jalostaa eliöihin, vastoin luonnonvalintaa, selviytymisen kannalta haitallisia ominaisuuksia: ”Joidenkin rakenteiden kehitys – esimerkiksi tiettyjen hirvien sarvien – on ulottunut äärimmäisyyksiin asti, ja joissakin tapauksissa noiden äärimmäisyyksien on oltava koiraille ainakin jossain määrin haitallisia” (Darwin 1871, 279 suom. Leikola 2015, 235). Sukupuolivalinta on siis eräällä tavalla luonnonvalinnan vastavoima, mutta kysymys valintojen suhteesta syvenee seuraavaan katkelmaan. Darwin kirjoittaa, kuinka ”luonnonvalinta määrää, että voittoisat koiraat eivät hanki sellaisia piirteitä, jotka olisivat kovin haitallisia joko siksi, että ne kuluttaisivat liian paljon yksilön elinvoimaa,

2 Darwin oli vaikutusherkkä. Hän otti palautteen tosissaan. Lyell kehotti Darwinia luopumaan sukupuolivalinnasta. Toisaalta Darwinin kirjeenvaihtoa, yhtäläillä kuin hänen henkilökohtaisiksi tarkoittamiaan muistiinpanoja ei ole huomioitu (Kottler 1985, 367).

tai siksi, että ne altistaisivat sen liian suurelle vaaralle” (Darwin 1871, 278-279 suom. Leikola 2015, 235). Kysymys ei siis olekaan yksiselitteisestä vastavoimaisuudesta. Tämä onkin toinen puoli Darwinin valintojen suhdetta.

Darwinin *Lajien synty* -teoksen sijaan *Ihmisen polveutuminen* on luonnonvalinnan ja sukupuolivalinnan suhteen kannalta tärkein. Siinäkin on nähdäkseni valintojen suhdetta koskien kuitenkin puutteita. Darwin kirjoitti valintojen suhteesta hyvin, mutta ei korostanut sitä tarpeeksi. Edelliset kohdat poisluettuna teos laiminlyö aiheen. Kysymyksen merkitys saattoi jäädä Darwinilta huomaamatta. Katson sukupuolivalinnan kohtaamat ongelmat siihen liittyviksi. Tällä on nähdäkseni merkittävä seuraus: Ilman valintojen suhdetta sukupuolivalinta koettiin luonnonvalinnasta irralliseksi. Muun muassa Wallace, jota Darwin ei onnistunut vakuuttamaan sukupuolivalinnasta ihmettelee, kuinka Darwin ei huomaa valintojen ristiriitaa. Lisäksi en lainkaan väheksy kirjallisuudessa taajaan toistuvan ankaruus-vertauksen haittavaikutuksia.

Seuraavat lainaukset osoittavat Darwinin otaksuneen pariutumiseröjen olevan yhteydessä lisääntymiseröihin ja tämä on valinnallisen voiman kannalta ratkaisevaa: ”Vaikeutemme sukupuolivalinnan suhteen on siinä, ettemme tiedä tarkoin, miten toisia koiraita voittavat tai naaraiden mielestä houkuttelevimmat koiraat jättävät suuremman määrän jälkeläisiä perimään paremmuuttaan kuin lyödyt ja vähemmän puoleensa vetävät koiraat. Ellei tämä ole seurauksena, ne ominaisuudet, jotka antavat tietyille koiraille etua toisiinsa nähden, eivät voisi täydentyä ja kasvaa sukupuolivalinnan kautta” (Darwin 1871, 260-261 suom. Leikola 2015, 222). Tämä on välttämätöntä, jotta sukupuolivalinnan on mahdollista jalostaa eliöihin luonnonvalinnallisesti haitallisia piirteitä. Sama tulee ilmi myös seuraavasta lainauksesta: ”Opimme tästä, että ne edut, joita koiraat saavat voittaessaan kilpailijansa taistelussa tai kosiskelussa ja saadessaan useampia jälkeläisiä, ovat ajan mittaan suurempia kuin ne, jotka seuraavat entistä täydellisemmästä sopeutumisesta elinolosuhteisiin” (Darwin 1871, 279 suom. Leikola 2015, 235). Koska Darwin ei painottanut tätä valintojen suhteen kannalta ratkaisevan tärkeää asiaa tarpeeksi, väärintulkinnat mahdollistuivat. Hän ei myöskään ohjannut keskustelua näihin sukupuolivalinnan voiman sisältäviin käsitteisiin. Sukupuolivalinta ei ole luonnonvalintaa vähemmän ankara vaan siinä missä luonnonvalintakin,

lisääntymisen ehto. Darwin ei määritellyt valintoja yhteismitallisiksi, vaikka edellisten kahden lainauksen perusteella hän pohjimmiltaan nähdäkseni niin ajattelikin.

Yhteismitallisuuden puute korostuu nykyaikaisen valintojen suhteen oikeutuksissa, joissa pariutumisen yhteys lisääntymiseen katkeaa. Darwin viittasi siihen, miten sukupuolivalinnalle on mahdollista vastustaa luonnonvalintaa, mutta jätti tarkemmin selittämättä, miten luonnonvalinta estää sukupuolivalintaa hankkimasta liian haitallisia piirteitä. Tämä on se toinen puoli valintojen suhdetta, johon varmasti palaan.

2.2 Darwinilaisen ja wallacelaisen valinnan ero

Vaikka Darwin ja Wallace pitivät ajatuksiaan luonnonvalinnasta yhtenevinä, niin ei ole. Darwin käsitti luonnonvalinnan kelpoisimpien selviytymiseksi ja sen myötä, vasta toissijaisesti, kelvottomien korvautumiseksi. Sen sijaan Wallacella valintaperiaate oli ensisijaisesti kelvottomien karsinta. Alexander Nicholson nimittää Darwinin luonnonvalintakäsitystä kilpailulliseksi valinnaksi³ ja Wallacen käsitystä ympäristölliseksi valinnaksi⁴ (Nicholson 1960, 491).

Ympäristöllisessä, wallacelaisessa valinnassa (ehdottomasti) kelvottomien⁵ karsiminen on ensisijaista, kun taas kilpailullisessa valinnassa (suhteellisesti) vähemmän kelpoisten⁶ karsinta on toissijaista. Vaikka sekä darwinilaisessa että wallacelaisessa luonnonvalinnassa osa yksilöistä karsiutuu, Malcom Kottler painottaa, ettei luonnonvalintajaottelussa ole kyse yksinomaan vivahde-eroista. Ero on sen sijaan varsin perustava: ympäristöllisessä valinnassa ympäristöolosuhteet muodostavat ehdottoman vähimmäisvaatimustason, joka yksilön on ylitettävä, mikäli se on selviytyvä ja lisääntyvä. Tässä luonnonvalinnan ymmärrystavassa kamppailua käydään eritoten ympäristöä – ei lajikumppaneita – vastaan, poiketen darwinilaisesta kilpailullisesta valinnasta, jossa kamppailua käydään nimenomaisesti kanssaeläinten kesken. Eliöyksilön voi olla mahdollista selvitä ja lisääntyä ilman kilpailijan läsnäoloa, mutta tämän läsnäollessa mahdotonta (Kottler, 1985, 371-372). Esimerkki tällaisesta suhteellisesta valinnasta on Darwinin *Lajien syntyyn* kirjoittama kuvaus, jonka mukaan

3 Englanniksi ”competitive selection”.

4 Englanniksi ”environmental selection”.

5 Englanniksi ”unfit”.

6 Englanniksi ”less fit”.

luonnonvalinta ”pyrkii tekemään kustakin eliöstä yhtä täydellisen tai vain vähän täydellisemmän kuin muut saman alueen asukkaat, joiden kanssa se taistelee olemassaolostaan” (Darwin 1859, 201 suom. Ranta 2009, 174). Lainauksesta näkyy selvästi, että kamppailun piiri muodostuu nimenomaan toisista alueen saman lajin yksilöistä, ei elinympäristöstä kokonaisvaltaisesti. Eugene Koonin täydentää, että darwinilainen ”positiivinen” käsitys valinnasta täydentyi vasta modernissa synteesissä⁷ (wallacelaisella) ”negatiivisella”, karsivalla valinnalla. Koonin pitää valintaperiaatteiden mukaista jaottelua ”oikeutettuna ja tärkeänä” koska se korostaa sitä, että lajikirjon muoto syntyy karsinnasta. Hän pitää karsivaa valintaa ”monin verroin” yleisempänä kuin suosivaa valintaa, mutta Koonin kirja ei kata sukupuolivalintaa (Koonin 2012, 12).

Wallacen esseessä ”On the tendency of varieties depart indefinitely from the original type”, joka julkaistiin vuonna 1858, on selviä viitteitä siitä, että Wallace ymmärsi luonnonvalinnan Nicholsonin käsittein ilmaistuna ympäristölliseksi valinnaksi. Wallace pyytää lukijaa kuvittelemaan maailmankolkkan, jossa sattuisi elämää vaikeuttava luonnonmullistus. Ympäristössä pinnistelevästä eliöstä muut kuin vain parhaat tuhoutuisivat sukupuuttoon ja olosuhteiden jälleen parannuttua, jäämistö yleistyi ja täyttäisi elinalan, jota aiemmin sukupuuttoon kuolleet eliöt kansoittivat (Wallace 1858, 35-36). Eliöstö siis evolvoituu, koska ympäristöolosuhteiden vaatimustason nousun myötä karsiutuneet poistuivat vastedes lisääntyvien joukosta. Kahden valintatulkinnan ero korostuu siinä, että kilpailullisessa valinnassa eliöiden ominaisuuksissa voi tapahtua evolutiivista muutosta ympäristön pysyessä muuttumattomana. Sen sijaan ympäristöllisessä valinnassa ympäristön vaatimustason yläpuolella olevien kesken ei ole kelpoisuuseroja, eikä muuttumattomassa ympäristössä wallacelaisesta valinnasta seuraa evoluutiota (Kottler, 1985, 373, Nicholson 1960, 492, 513).

Kottlerin mielestä darwinilaisen kilpailullisen ja wallacelaisen ympäristöllisen valinnan ero korostuukin kysymyksessä jatkuvasta evoluutiosta⁸ (Kottler 1985, 374). Osoituksena tästä Kottler vetoaa aiemmin tässä lainattuun kohtaan *Ihmisen polveutumisessa*, jossa Darwin kirjoittaa kuinka ”luonnonvalinnan kautta kehittyneillä

7 Moderni synteesi on 1920-luvulta alkanut biologian historian ajanjakso, joka perustui huomioon mendeliläisen genetiikan ja darwinilaisen valintaopin yhteensopivuudesta.

8 Englanniksi ”continued evolution”.

rakenteilla on useimmissa tapauksissa tietty raja, jonka ylittävät muunnokset eivät enää ole hyödyksi alkuperäisiin tarpeisiinsa, mutta mitä tulee rakenteisiin, joiden avulla yksi koiras voittaa toisen joko taistelussa tai naaraan hurmaamisessa, edullisilla muunnoksilla ei ole mitään rajaa niin, että sukupuolivalinta jatkuu niin kauan kuin sopivia muunnoksia syntyy” (Darwin 1871, 278-279 suom. Leikola 2015, 235). Kottler yleistää tämän jatkuvan, ja täten kilpailullisen evoluution osoitukseksi. Olen eri mieltä tällaisen Darwinin koko tuotantoa koskevan johtopäätöksen oikeellisuudesta, sillä Kottler sivuuttaa sen, että Darwin kirjoitti myös siitä, kuinka luonnonvalinta lopulta määrää äärimmäisen jalostuneisuusasteen: ”että voittoaiko koirat eivät hanki sellaisia piirteitä, jotka olisivat kovin haitallisia joko siksi, että ne kuluttaisivat liian paljon yksilön elinvoimaa, tai siksi, että ne altistaisivat sen liian suurelle vaaralle” (Darwin 1871, 278 suom. Leikola 2015, 235). Sivuttaessaan kysymyksen valintojen suhteesta Kottler yksinkertaistaa Darwinin käsityksen jatkuvasta evoluutiosta. Toisaalta emme myöskään tunne pariutumismielitysten luontoa niin hyvin, ettemmekö voisi pitää mahdollisena mieltymyksellisen ihannejalostuneisuusasteen olemassaoloa, jolloin ominaisuuden lisäkorostuneisuus ei parantaisi pariutumista.

Vaikka sukupuolivalinta on kilpailullista, on valintojen suhteen kannalta yksinkertaistavaa pitää valintaoppia esimerkkinä jatkuvasta evoluutiosta. Darwin kirjoittaa, kuinka luonnonvalinta voi estää sukupuolivalinnallista evoluutiota jatkumasta. Onko Nicholsonilta peräisin olevin käsittein sukupuolivalintaa rajoittava luonnonvalinta ymmärrettävissä kilpailullista valintaa rajoittavana ympäristöllisenä valintana ja toimiiko kilpailullinen valinta ympäristöllisen valinnan sisällä, jäävät avoimiksi kysymyksiksi. Kuitenkin valintojen suhde sivuutettaessa Kottlerilla on syytä pitää sukupuolivalintaa esimerkkinä kilpailullisesta valinnasta (Kottler, 1985, 374). Seuraava katkelma osoittaa sen selvästi: ”On selvää, että nämä ominaisuudet seuraavat sukupuolivalinnasta eivätkä tavallisesta valinnasta, sillä aseettomat, koristeettomat ja muuten mitättömän oloiset koirat menestyisivät yhtä hyvin elämäntaistelussa ja jälkeläisten siittämisessä, ellei paremmin varustautuneita koiraita olisi tarjolla” (Darwin 1871, 258 suom. Leikola 2015, 220).

Selvä ero Wallacen ympäristöllisen valintaan ilmenee jo *Lajien synnystä* siinä, ettei Darwin pitänyt muutosta ympäristöoloissa evolutiivisen muutoksen ehtona (Darwin 1859, 82, 91). Darwin ymmärsi sekä ympäristöllisen että kilpailullisen valinnan merkityksellisyyden. Sen sijaan Wallace ei, ainakaan vuoden 1858 esseessään ymmärtänyt kilpailun merkittävyyttä valinnassa (Nicholson 1960, 491, Kottler 1985, 374). Mutta kuinka Darwinin ja Wallacen näkemyserot luonnonvalinnasta liittyvät näkemyseroihin sukupuolivalinnassa? Jatkuva evoluutio liittyy vahvasti, mutta ei aivan yksiselitteisesti sukupuolivalintaan, joka puolestaan on kilpailullisen valinnan muoto. Sitä, että Wallace kieltää kilpailullisen valinnan voidaan pitää yhtenä syynä sille, että hän näkee sukupuolivalinnan mahdottomana. Vaikka Darwinin sukupuolivalintaa voi pitää kilpailullisen valinnan muotona ja jatkuvan evoluution lähteenä, yleistettynä koko valintaoppia koskevaksi se ei päde.

Käsittelen vielä lyhyesti ympäristöllisen valinnan ja jatkuvan evoluution suhdetta. Nicholsonin ympäristöllisessä valinnassa ympäristöolot sanelevat vaatimustason, joka yksilön on ylitettävä voidakseen selviytyä ja lisääntyä. Pyrin osoittamaan, mitä tapahtuu kun ”selviytyä ja lisääntyä” erotetaan selviytymiseksi ja lisääntymiseksi. Selviytymisen ja lisääntymisen erottamisella on vaikutus jatkuvaan evoluutioon, mikä ei sitä ennen ole mahdollista ympäristöllisellä evoluutiolla. Ajatellaan, että selviytymismenestys määrää elossaoloajan eikä muuta. Kun eliön selviytymismenestys on ympäristöolosuhteiden vaatimustason yläpuolella, on eliö elossa. Vanhetessaan selviytymismenestys laskee ja eliön kuolemisajankohta riippuu ympäristön haastavuudesta. Ilman sukupuolivalintaa ja pariutumismenestyksellisiä eroja lisääntymiselle ei ole muita ehtoja kuin elossaolo. Tällöin yksilö, joka on yhteisössään pitkäikäisin, on kaikista lisääntyvin. Jos selviytyminen ja lisääntyminen erotetaan toisistaan, ympäristöllisestä valinnasta tulee kilpailullista valintaa ja jatkuva evoluutio mahdollistuu, koska selviytymiseroista seuraa kelpoisuuseroja.

2.3 Darwinin ja Wallacen ero toissijaisista sukupuoliominaisuuksista koskien

Valintaoppi tarvitsee sukupuolivalintaa, koska yksin luonnonvalinnalla ei voi selittää toissijaisia sukupuoliominaisuuksia (Frankel 1994, 159). *Lajien synnyssä* Darwin

määrittelee toissijaiset sukupuoliominaisuudet sukupuolikohtaisiksi, yleisemmin koirilla tavattaviksi piirteiksi, jotka eivät suoranaisesti liity lisääntymiseen (Darwin 1859, 150-151). *Ihmisen polveutumisessa* hän tarkentaa, että sukupuolten ero ensisijaisten sukupuoliominaisuuksien osalta on välttämätön, mutta toissijaiset sukupuoliominaisuudet eivät yhtä elimellisesti liity lisääntymiseen kuin ensisijaiset sukupuoliominaisuudet (Darwin 1871, 253). Ellei ensisijaisia sukupuoliominaisuuksia rajata sukurauhasiin, on mahdotonta erottaa ensisijaiset- ja toissijaiset ominaisuudet toisistaan (Darwin 1871, 254), mutta siltikin, hänen mukaansa on olemassa myös hyvin selviä tapauksia ominaisuuksista, jotka eivät ole yhteydessä ensisijaisiin sukupuolieroihin. Darwin listaa monenlaisia sukupuolivalinnasta seuranneita ulkoisia piirteitä, useimmiten koirasyksilöissä. Darwin kirjoittaa, kuinka sukupuolivalinnasta ovat kehittyneet ”koiraiden hyökkäys- ja puolustusaseet, joilla ne taistelevat kilpakosijoidensa kanssa ja ajavat näitä tiehensä, rohkeus ja taisteluvalmius, monenlaiset koristeet, laulua ja muuta musiikkia tuottavat elimet, ja tuoksurauhaset, joista useimmat palvelevat ainoastaan naaraiden houkuttelua tai kiihottamista. On selvää, että nämä ominaisuudet seuraavat sukupuolivalinnasta eivätkä tavallisesta valinnasta” (Darwin 1871, 257-258 suom. Leikola 2015, 220).

Darwin selittää koiraiden toissijaiset sukupuoliominaisuudet sukupuolivalinnalla. Wallace puolestaan selittää niiden puuttumisen naarailta luonnonvalinnalla. Käsittelen seuraavaksi Wallacen selityksiä toissijaisille sukupuoliominaisuuksille.

Wallacen vastanäkemyksien tunteminen on mielekästä koska ne toistuvat vastaisuudessa, myöhempien aikojen biologiassa (Frankel 1994, 161, Mayr 1982, 596). Vielä ennen 1860-lukua Wallace ajatteli, että eläimellä voi olla ei-välttämättömiä, epäolennaisia, elämän kannalta hyödyttömiä tai jopa haitallisia ominaisuuksia. Seurataan Wallacen ajattelun muutosta.

Wallace pitää esseessään ”On the habits of the orang-utan in Borneo” vuodelta 1856 mahdollisena, että eläimessä on ominaisuuksia, jotka ovat sille hyödyttömiä. Hänen kantansa oli tuolloin vieläkin äärimmäisempi: ”Naturalistit ovat liian taipuvaisia kuvitteluun, kun he eivät voi löytää käyttötarkoitusta kaikelle luonnossa. He eivät edes

salli kauneudelle olevan käyttöä, vaan etsivät kaikelle joitain muita tarkoituksia.”

Wallace jatkaa, kuinka ihmisen ylevin piirre on rakkaus kauneuteen sen itsensä tähden ja hämmästelee, kuinka sitä voisi olla kokematta myös luojan aikaansaannoksissa (Wallace 1856, 30-31). Selvästikään käyttötarkoituksettoman, itseisarvoisen kauneuden olemassaolo Wallacen varhaisvuosina ei ollut hänelle ongelma. Edelleen, vuonna 1858, Wallace kirjoittaa, että ”myös epäolennaisissa kehonosissa saattaa olla eroja ilman, että niillä olisi huomattavaa vaikutusta elossa säilymisen kannalta” (Wallace 1858, 37). Myöhemmin tekstissä Wallace avaa, että hän tarkoittaa epäolennaisilla kehonosilla muun muassa höyhenpeitteen väriä tai kuviointia tai sarvien muotoa (Wallace 1858, 43). Toisin sanoen, vielä tuolloin, eliöistä oli Wallacen mukaan löydettävissä ominaisuuksia, joita ei voi selittää luonnonvalinnalla. Tuolloin kaikkia eliöiden piirteitä ei välttämättä tarvinnut tulkita sopeutumiksi⁹.

Muutos Wallacen ajattelussa näkyy vuoden 1867 esseessä ”Mimicry and other protective resemblances among animals”. Wallace esittää käänteen tekevän periaatteen, jonka hän väittää olevan ”välttämätön seuraus luonnonvalinnasta, eritoten, että mikään elollista luontoa koskeva tosiasia, mikään erityiselin, mikään ominainen piirre tai kuvio, mikään eriskummallinen vaisto tai tapa, mikään suhde lajien välillä tai saman lajin ryhmien kesken, ei voi olla olemassa ilman, että se on joskus tai nyt hyödyttänyt¹⁰ joko yksilöä tai rotua” (Wallace 1867, 3). Tämä on Wallacen utilitarianistis-adaptationistisen evoluutiokäsityksen alku, joka jatkuu Darwinin jo kuoltua, kirjassaan *Darwinism* jossa hän kirjoittaa, että ”vetoamista hyödyttömyyteen elimen tai poikkeuman kohdalla joka ei ole surkastuma, ei voi, eikä ikinä voi pitää tosiasiaväitteenä, vaan yksinomaisena tietämättömyyden ilmaisuna koskien sen tarkoitusta ja alkuperää” (Wallace 1889, 137). Tämän vastakohtaisuus hänen kolme vuosikymmentä aiemmin kirjoittamiin pyyteetöntä kauneutta käsitteleviin kirjoituksiin on merkittävä.

Ajatus etteivät kaikki ominaisuudet välttämättä olleet sopeutumia, oli Wallacelle mahdoton 1860-luvun jälkeen hänen löydettyään välttämättä luonnonvalinnasta seuraavan periaatteen vuonna 1867. Lisäksi hän ajatteli, ettei mikään hyödyllinen ominaisuus voinut olla muun kuin luonnonvalinnan, eikä esimerkiksi vain sattuman,

9 Sopeutuma on myönteisesti selviytymiskykyyn liittyvät ominaisuus.

10 Englanniksi ”useful”.

seurausta. Verrattuna siihen kuinka Wallace vuonna 1856 ylistää kauneutta käänne on ollut huomattava. Kottler kiteyttää hienosti Wallacen ajattelun: ”Jos, mahdollisesti, valinta on voinut luoda tietyn muunnoksen, niin silloin, välttämättä valinta on luonut sen” (Kottler 1985, 412).

Sen sijaan, että Wallace joutuu selittämään kaiken luonnonvalinnalla, Darwin oli niin sanotusti pluralisti. Yleisimmin käytettynä esimerkkinä Darwinin pluralismista Kottler mainitsee Darwinin lievän lamarkistisen taipumuksen.¹¹ Darwinin pluralismia on myös se, ettei hän tarvitse luonnonvalintaa selittämään kaikkia ominaisuuksia, sillä osa selittyy niin sanotulla kytkeytyneellä muuntelulla¹² (Kottler 1985, 412). ”Suuri osa niiden hyöteisten rakenteesta, joiden aikuiset elävät vain muutamia tunteja eivätkä koskaan syö mitään, on seurausta toukkavaiheessa tapahtuneista ja niistä seuranneista, kasvun vastaavuuden periaatteen mukaisista muutoksista” (Darwin 1859, 86 suom. Ranta 2009, 79). Darwin selittää kytkeytyneellä muuntelulla myös hyötyominaisuuksia: ”Nuorien nisäkkäiden kallojen saumojä on pidetty hienona, synnytystä helpottavana sopeumana. Epäilemättä saumat helpottavat synnytystä tai voivat olla sille jopa välttämättömiä, mutta kallon saumojä esiintyy myös nuorilla linnuilla ja matelijoilla, joiden täytyy ainoastaan vapautua munankuoresta. Voidaan päätellä rakenteen johtuvan kasvulaeista, joista on etua kehittyneempien eläinten synnytyksessä” (Darwin 1859, 197 suom. Ranta 2009, 171). Kytkeytynyt muuntelu, joka voi luonnonvalinnan lisäksi aiheuttaa sopeuttavia piirteitä ja lievä lamarkismi ovat esimerkkejä Darwinin Wallacea monisyisemmästä elämäkatsomuksesta. Siltikin ilmeisin esimerkki Darwinin pluralismista lienee tietenkin sukupuolivalinta.

Vuonna 1876 Wallace hylkäsi sukupuolten välisen sukupuolivalinnan ja tulkitsi siihen liittyvät ilmiöt sukupuolen sisäiseksi sukupuolivalinnaksi, jonka hän puolestaan tulkitsi luonnonvalinnan ilmenemismuodoksi (Kottler 1980, 203, Mayr 1982, 596). Wallacen ja Darwinin väittely alkoi vuonna 1867 Wallacen kirjeestä, jossa hän pyrkii laajentamaan

11 Lamarkismi tarkoittaa hankinnaisominaisuuksien periytymistä. Mahdollinen esimerkki Darwinin lamarkismista: ”Korppikotkan pään paljasta ihoa pidetään yleensä sopeumana mädäntyneen lihan tonkimiseen, ja sitä se voi ollakin – tai sitten se johtuu mädäntyneen lihan suoranaisestä vaikutuksesta” (Darwin 1859, 197 suom. Ranta 2009, 171).

12 Englanniksi ”correlation of growth”. Darwin kirjoittaa siitä lisää sivulta 143 eteenpäin, joka vastaa lähteessä Ranta (2009) sivua 127.

alun perin perhosilla havaitsemansa säännönmukaisuuden kattamaan myös linnut. Hän oli nimittäin huomannut yhteyden lintujen väryksessä ja pesimätavassa: jos molemmat sukupuolet olivat näyttäviä ja koreita niin pesä oli hyvin suojaista, mutta jos pesä sen sijaan oli avonainen, toinen sukupuoli (naaras) oli värykseltään paljon huomaamattomampi. Sen perusteella Wallace ajatteli, että mikäli pesä oli suojaista, sukupuolivalinta oli saattanut molemmat sukupuolet näyttävyyteen. Avarassa tilassa pesivän lintulajin naaras oli luonnonvalinnan vaikutuksesta pikemminkin naamioitunut, kun taas uros, sukupuolivalinnan vaikutuksesta, oli näyttävä (Kottler 1985, 417).

18. syyskuuta 1868 Wallace kirjoittaa Darwinille kuinka hänestä näyttää siltä, että Darwinin kanta käsillä olevaan kysymykseen on ristiriidassa luonnonvalinnan kanssa.¹³ Wallace jatkaa kysyen, ”ellet kiistä, että yksipuolisella, tylsällä väryksellä on naaraslinnuille ja -hyönteisille mitään hyötyä, en voi ymmärtää kuinka voit kiistää, että luonnonvalinnalla täytyy olla taipumus yleistää niin sävytettyjä ja karsia kirkkaammat” (Kirje Wallacelta Darwinille, 1868). Jos ominaisuus on hyödyllinen, täytyy sen alkuperä Wallacen mielestä olla luonnonvalinnassa, sillä muutoin se olisi peräisin summittaisuudesta, mitä Wallace ei voinut hyväksyä (Kottler 1985, 418).

2.4 Osion päätäntö

Jo Darwinin vuonna 1842 käsin kirjoittamassa luonnoksessa on selviä viitteitä sukupuolivalinnasta (Darwin 1909a, 10). Vuonna 1844 hän kirjoittaa viisitoista vuotta myöhemmin *Lajien synnyssä* toistamansa kuvauksen sukupuolivalinnasta vähemmän ankarana (Darwin 1909b, 93). Vasta *Ihmisen polveutumisessa* hän esittää valintojen suhteen lopulliseksi jääneessä muodossa: Sukupuolivalinta voi vastustaa luonnonvalintaa, mutta on lopulta tämän rajaama. Luonnonvalinta määrää, ettei sukupuolivalinta jalosta liian haitallisia piirteitä.

On mahdollista, että sukupuolivalinnan laiminlyönnin historia liittyy siihen, ettei Darwin määritellyt valintoja yhteismitallisiksi. Siitä johtuen, sukupuolivalinnalta

¹³ Englanniksi : ”Your view appears to me to be opposed to your own laws of Nat. Selectⁿ. & to deny its power & wide range of action.” Wallace todella muotoilee tekstinsä tuolla tavalla. Secord, James A. (2018): Darwin Correspondence Project.

puuttui tarkka toimintaperiaate ja suhde luonnonvalintaan. Aluksi Wallace piti epävälttämättömien ominaisuuksien olemassaoloa mahdollisena (1856, 1858). Vuodesta 1867 alkaen Wallace ei uskonut sukupuolivalintaan, vaan oletti kaikki ominaisuudet hyödyllisiksi ja luonnonvalinnasta seuranneiksi. Wallace koki valinnat ristiriitaisiksi ja se viittaa siihen, että ongelma oli Darwinin aivan selväksi jäsentymättömässä valintojen suhteessa.

Osoitin, kuinka eri tavoin Darwin ja Wallace ymmärtävät luonnonvalinnan ja kuinka tämä vaikuttaa heidän eriäviin kantoihinsa myös sukupuolivalinnasta. Esittelin erilaiset yksilöiden valikoituvuutta koskevat käsitykset, joista toinen korosti yksilöiden välistä ja toinen ympäristössä käytävää kamppailua. Wallacen rajoittuminen karsivaan valintaan mahdollisesti sulkee pois sukupuolivalinnan, joka on valintaperiaatteellisesti suosivaa.

Darwinin ja Wallacen kirjeenvaihdosta alkanut kiista sukupuolivalintaopin merkityksestä, valintojen suhteesta jatkuu edelleen. Darwinin yritys pitää sukupuolivalinta erillään luonnonvalinnasta kohtasi periksiantamatonta vastustusta Wallacelta, mutta tulevana vuosina myös muiden taholta (Mayr 1982, 596). Romanes kirjoittaa vuonna 1892, kuinka sukupuolivalinnan vastustus, jonka mukaan on luonnonvalinnan periaatteiden mukaista, että se sisältää sukupuolivalinnan, on epäilemättä peräisin Wallacelta. Romanesin mukaan Wallace on johdonmukainen sivuuttaessaan kaiken sukupuolivalinnan puolesta puhuvan näytön, aivan kuin suunnattomassa evoluutiodraamassa ei olisi sijaa kuin yksin luonnonvalinnalle (Romanes 1892, 399).

Romanesin mukaan Darwinin viimeiset tiedeyhteisölle osoitetut sanat, jota edelsivät vain muutamilla tunneilla hänen kuolemaansa, olivat: ”Saanen tässä luvan sanoa, että huolellisesti arvioituani, parhaan kykyni mukaan, kaikkia sukupuolivalintaa vastaan esitettyjä väitteitä, edelleen olen vankkumaton sen totuudellisuudesta” (Romanes 1892, 400).

3 Huxley

Julian Huxley oli vaikutusvaltainen biologi 1900-luvulla. Huxleylla, yhdellä modernin synteetin merkkihenkilöstä, oli huomattava vaikutus sukupuolivalinnan mitätöinnissä. Kirjoitettuaan esseen ”Sex biology and sex psychology” vuonna 1922 hän oli tuon ajan vaikutusvaltaisimman sukupuolivalintaopin vastustaja. Vaikka Huxleyn sukupuolivalinta-ajatus olisi osin selitettävissä hänen luonnonvalintaa painottavalla käsityksellään elämästä, Simon Frankel tulkitsee, että Huxleyn käsitykset ihmisten seksuaalisuudesta olisivat huomattavasti vaikuttaneet hänen havainnointiinsa ja päätelmiinsä muidenkin eliöiden pariutumisesta ja evoluutiosta. Frankel kirjoittaa, että eritoten Huxley piti sukupuolivalintaa vähäisenä ilmiönä, koska oli mieltynyt niin vahvasti tutkimaan ainoastaan yksiavioisia lajeja, joiden keskuudessa sukupuolivalinta ilmenee suhteellisen vähämerkityksisenä. Sukupuolivalinta oli Huxleylle vähäpätöinen ilmiö joka, sikäli kun se toteutui, oli vain luonnonvalinnan eräs muoto (Frankel 1994, 158-159). Käydään seuraavaksi läpi hänen vaikutusvaltaista ajatteluaan: Jos nykybiologeilta kysytään, miksi sukupuolivalinta jäi niin mitättömän vähälle huomiolle edellisen vuosisadan puolessa välissä, sen nähdään yleisimmin johtuneen Huxleyn vuonna 1938 julkaisemasta artikkelista (Frankel 1994, 181).

3.1 Sturtevant, Morgan ja kärpäskokeet Huxleyn käsitysten taustalla

Sturtevant käsitteli vuonna 1915 julkaistussa artikkelissa ”Experiments on sex recognition and the problem of sexual selection in drosophila” koiraskärpäsen siivenhuiskutusoidinmenon osuutta pariutumisessa. Koiraskärpäset, joiden siipiä hän oli leikannut, eivät pariutuneet yhtä hyvin kuin koskemattomat koiraat. Koeasetelman toinen vaihe sen sijaan kiinnitti Sturtevantin huomion: jos naaras ja kaksi koirasta – joista vain toisen siipiä on leikattu – suljetaan keskenään koetilaan, koiraat pariutuivat yhtäläisesti. Tämä oli Sturtevantille merkittävä tulos, josta hän päätteli, että koiras jonka siipiä ei oltu leikattu teki naaraan parittelunvalmiiksi, minkä jälkeen se pariutui kumman tahansa koiraan kanssa. Näillä perusteilla Sturtevant kiisti darwinilaisen sukupuolten välisen sukupuolivalinnan. Sturtevant ei kiistä, etteikö siivillä olisi suurta merkitystä kärpästen soittimeen. Hän pitää niitä kiihokkeina, mutta kiistää ehdottomasti

sukupuolivalinnan: ”Soitimeen ei sisältynyt mitään parinvalintaa. Sukupuolivalintaa ei tapahtunut” (Frankel 1994, 163, Sturtevant 1915, 361).

Frankel käsittelee Sturtevantin artikkelia kummastellen paitsi mitä hän tarkoitti pariutumisen päättämisellä mutta myös seikkaa, ettei Sturtevant havainnut naaraiden osoittavan mieltymystä koiraisiin, jotka yllyttivät heitä siivillään. Tämä jäi myöhempien aikojen biologien tehtäväksi, kirjoittaa Frankel. Sturtevantin loppupäätös, etteivät naaraat osoita valikoivuutta eikä soidinmenoilla ole mitään muuta kuin kiihottava tehtävä, jäi erityisesti Julian Huxleyn mieleen, ja muidenkin, lukuisien vuosien ajaksi (Frankel 1994, 163).

Viisi vuotta myöhemmin Sturtevant palasi sukupuolivalintaa koskeviin kysymyksiin. Tuolloin hän ehdotti, että toissijaiset sukupuoliominaisuudet ovat lajikohtainen tarkenne parittelukumppanin tunnistuksessa siksi, etteivät lajit sekoittuisi (Sturtevant 1920, 499). Verrattuna Darwinin selitykseen toissijaisista sukupuoliominaisuuksista biologien käsitykset eroavat siinä, että Sturtevantille niillä on lajien välinen, kun taas Darwinille lajin sisäinen tehtävä valinnallisessa tapahtumassa (Frankel 1994, 163). Tämä Sturtevantin näkemys toissijaisista sukupuoliominaisuuksista lajitunnistautumisen keinona toistuu muun muassa Mayrin kirjoituksissa yli puoli vuosisataa myöhemmin.

Myös Morgan, genetiikan perustaja ja Sturtevantin opettaja, kirjoitti toissijaisista sukupuoliominaisuuksista. Hoquet näkee Morganin työn jatkumona Wallacen sukupuolivalinnan vastustukselle. Myös Morgan piti sukupuolivalintaa hyödyttömänä (Hoquet 2015, vi). Vuonna 1903 julkaistussa kirjassa *Evolution and adaptation* Morgan kirjoittaa noin viidenkymmenen sivun verran sukupuolivalinnasta. Morgan myöntää Darwinin kiinnittäneen huomion mitä mielenkiintoisimpiin sukupuolten erinäisyyksiin. Darwinin omaperäinen havainto jäi kuitenkin hänen ainoaksi annikseen, sillä sukupuolivalinta on kuvitelmaa, kirjoittaa Morgan: ”Sukupuolivalinnan kumoavia vastaväitteitä riittää kosolti.” Morgan piti sukupuolivalintaoppia täysin hylättynä. Mutationismi on sukupuolivalintaa parempi sukupuolierojen selittäjä (Morgan 1903, 221, 360). Samoin vuoden 1916 tekstissään Morgan vastusti Darwinin selitystä toissijaisille sukupuoliominaisuuksille, mutta johti nyt niiden alkusyyn mutaatioiden

sijasta luonnonvalintaan. Morgan samaistui ajatuksissa oppilaaseensa Sturtevanttiin siinä, ettei toissijaisilla sukupuoliominaisuuksilla ole tekemistä Darwinin sukupuolivalinnan kanssa, vaan niiden ainoa anti on kiihottavuus, eivätkä ne siis olleet minkäänlainen valinnan peruste (Morgan 1916, 47, 60-61).

Morganin penseys sukupuolivalintaa kohtaan jatkuu kirjassa vuodelta 1919, jossa hän kirjoittaa kuinka paljon tieteellisen käytännön kannalta on hävittävää ja kuinka vähän tieteellisesti arvokasta on saatavissa tilalle hyväksyttäessä Darwinin tulkinta sukupuolivalinnasta (Morgan 1919, 51). Vuonna 1932 kirjassaan *The scientific basis of evolution* Morgan kirjoittaa Darwinin yrittäneen selittää toissijaiset sukupuoliominaisuudet sukupuolivalinnalla. Sen sijaan nykyaikainen asenne on ottaa ne annettuna, ja kiinnittää huomiota niiden kehityksen takana oleviin ruumiintoimintoihin, Morgan kirjoittaa. (Morgan 1932, 152) Hänen mukaan sukupuolierot, myös aiemmin tässä käsitellyt toissijaiset sukupuoliominaisuudet, ovat selitettävissä sukupuolten hormonaalisilla eroilla (Andersson 1994, 18).

3.2 Huxley ja sukupuolten välinen sukupuolivalinta

Frankelin erittäin vaikutusvaltaisiksi lukemat Julian Huxleyn lintujen pariutumiskäyttäytymistä koskevat työt perustuivat edellä mainittuihin kärpästutkimuksiin. Vaikka Huxley ei ennen 1930-luvun loppupuolta käsitellyt itse sukupuolivalintaa, niin hänen luonnonhavainnointiaan se siivitti. Yleisesti ottaen, Frankel kirjoittaa, että Huxleyn varhaistuotantoa, joka koski lintujen soidinta ja sukupuolivalintaa, leimasi mielikuva evoluution edistyksellisestä luonteesta, johon liittyi Huxleyn herkeämätön taipumus kadottaa sukupuolen sisäinen sukupuolivalinta luonnonvalinnan tehokkuuteen ja riittävyyteen (Frankel 1994, 164).

Sitä vastoin vuonna 1912 Huxley vaikuttaa antaneen arvoa sukupuolivalintaopille, jollaisena Darwin sitä ehdotti. Huxley kirjoittaa viitaten Selousin aikanaan harvinaislaatuiseen sukupuolivalintamyönteiseen artikkeliin¹⁴, että ”Selousin ja minun

14 Edmund Selous kirjoittaa, että hän kerännyt huomattavan Darwinin sukupuolivalintaopin puolesta puhuvan aineiston, mutta koska oppi on ”virallisesti” epäsuosiossa ketään moinen näyttö ei kiinnostanut (Selous 1913, 98).

havainnot ovat riittävät osoittamaan seikan, nimittäin, että lintujen pariutumiseen johtava toiminta on selitettävissä vain darwinilaisella sukupuolivalintaopilla, tai sen opin muunnelmalla.” Huxley jatkaa: ”Toisaalta koiraille on selvä ulosanti: pyrstön viuhdonnalla, siipien pöyhistelyllä, ja harppovalla askelluksella tehdään näkyväksi muutoin piilossa olevat omintakeiset piirteet, mutta kolinaääni on minun mielestäni yhtä hyvin pidettävissä kiihokkeena” (Huxley 1912a, 654). Helena Cronin kirjoittaa, kuinka pahamaineisena Darwin-vastustajana pitämänsä pyhä George Mivart ennakoi Huxleyn kannan (Cronin 1991, 157). Pyhä Mivart kirjoittaa, että ”naaras ei päätä pariaan, mutta muutoin koiraan koreiluasu voi olla hyödyllinen taatessaan välttämättömän kiihottuneisuustason naaraan hermostossa” (Mivart 1871, 62). Huxleyn myötä, Frankel kirjoittaa, tämä hänen Mivartin kanssa jakama kanta sai laajaa hyväksyntää (Frankel, 1994, 178).

Huxleyn tavassa pitää punajalkaviklokoiraan soidinääntä sukupuolivalinnallisen liehittelyn sijaan kiihokkeena, on yhteneväisyyttä Sturtevantin ja Morganin tuloksiin. Vaikka hän kirjoittaa, että ”naaraiden päätäntävalta on ilmeinen”, päättää hän esseensä epäselvään kantaan, jossa sukupuolten välinen sukupuolivalinta osoittautuu oletettua vähäpätöisemmäksi. Frankel toteaa tämän epäilyksen vahvistuvan Huxleyn töissä, tulevana vuosina, niin kuin se totisesti vahvistuikin (Frankel, 1994, 165, Huxley 1912a, 654, 655).

Huxleyn näkökantamuutoksien seuraava vaihe käynnistyi vuoden 1912 jälkeen aikaalaistutkimusten vaikutuksesta. Pariutumiskäyttäytyminen ja sen seuraukset tulivat helpoiten selitettäviksi elimistön toiminnalla, kuten hormoneilla, jolloin parittelukumppania ei tarvinnut jättää päätettäväksi, vaan pariutuminen seurasi elimellisistä ilmiöistä. Tämän uuden tulkintapainotuksen esimerkillisenä osoituksena Frankel pitää vuosikymmen myöhemmin julkaistavaa esseitä ”Sex biology and sex psychology” (Frankel 1994, 165). Frankel näkee Huxleyn saaneen tämänsuuntaisia vaikutteita erityisesti Pycraftin vuonna 1913 julkaistusta kirjasta *The courtship of animals* (Frankel 1994, 165). Pycraft ehdottaa tässä teoksessa, että soidin herkistää osanottajien mielialan sellaiseksi, että se edesauttaa lisääntymistä, jonka mielihalun puute estää (Pycraft 1913, 154-155). Näin ollen Pycraft pelkistää sukupuolivalinnan

rauhastoiminnoiksi, hormonaalisiksi eritteiksi, ”kiihotusmehuiksi”. Frankel huomauttaa aiheellisesti, ettei Pycraftin selitys ole evolutiivinen, koska hän jättää huomioimatta mahdollisuuden, että moisilla rauhastoiminnoilla olisi valintaopillinen historia. Vaikka hän ei tee huomioistaan evolutiivisia päätelmiä, Pycraft pitää ilmeisenä, kuinka aiemmin sukupuolivalintana pidetty onkin rauhaseritteiden ansio (Frankel 1994, 165, Pycraft 1913, 16).

Huxleyn kannan kärjistymistä, mahdollisesti Frankelin huomaamien Pycraft-vaikutteiden myötä, on havaittavissa vuoden 1914 esseessä ”The courtship-habits of the Great Crested Grebe”. Tässä kirjoituksessa Huxley korostaa ensisijaisena koiraan kykyä kiihottaa naaras, paitsi että tämä olisi täydessä lisääntymisvalmiudessa myös jotta sukupuolten kesken vallitsisi ”seksuaalinen synkronia”. Kysymys ei ole niinkään valitsijana olevan sukupuolen valittavana olevaa sukupuolta kohtaan kokemasta mieltymyksestä tai muista valinnallisista taipumuksista, kuin valmiudesta vastaanottaa spermaa. Huxley kirjoittaa, ettei sukupuolivalintaa, tavalla jolla se alun perin ymmärrettiin, juuri ole (Huxley 1914, 522). Myöhemmin samaisessa artikkelissa Huxley tekee lintujen soidinmenoja koskevia käsitteellisiä eritelmiä, mutta myös laajempia yleistyksiä. Hän sulauttaa sekä luonnonvalinnan että sukupuolivalinnan yhteisvalinnaksi¹⁵, jolla on ”tiettyä yhdenmukaisuutta valikoivaan parinmuodostukseen, olematta lainkaan ole sama asia” (Huxley 1914, 524). Frankel kirjoittaa, ettei hän tiedä, mitä Huxley tarkoittaa yhteisvalinnalla (Frankel 1994, 178). Ehkä Huxley ajattelee, että yhteisvalinnalla on lajien risteytymistä ehkäiseviä hyötyvaikutuksia, vaikka hän ei niin suoranaisesti kirjoitakaan. Nimittäin Huxleyn mukaan pariutumisperheet ja -toimet ovat peräisin yksinomaan lajin sisältä, eivätkä lajin ulkopuolelta. Myös se, että hän vertaa yhteisvalintaa valikoivaan parinmuodostukseen, jossa pariutumishoukutusta tunnetaan samankaltaisuutta kohtaan, voisi viitata laji-isolaatioon (Huxley 1914, 524). Modernissa synteessissä sukupuolivalinta nähdään monesti lajien risteytymistä ehkäisevänä mekanismina. Ehkä Sturtevant (1920) ja Mayr (1942) toistavat Huxleytä.

Darwin vetosi kauneuden aistiin (Darwin 1871, 259) Huxleyn sen asemesta mielentilaan: ”Koiraiden ominaisuudet ja niiden esilletuonti eivät hetkauta näkö- vaan

15 Englanniksi ”mutual selection”.

tunneaistia, mielentilaa.” Huxley jatkaa: ”Ne ominaisuudet ovat, käyttäen sanoja rajatulla ja hyvin epämiellyttävällä tavalla kiihokkeita, lemmenlylykkeitä, koska kaikki niiden tarkoitus on johdattaa naaras hurmioon ollakseen lisääntymisvalmis” (Huxley 1914, 559). Huxley painottaa asiaa: ”Jos toissijaiset sukupuoliominaisuudet ovat kiihoke, niin silloin ei ole tarvetta koiraiden keskinäiselle kamppailulle. Naaras ei valitse joukon parasta vaan koiraat, joiden ilmiasu ja soidin ei riitä virittämään naaraan mielentilaa tiettyyn taajuuteen eivät lisäännä” (Huxley 1914, 560). Frankel huomaa, kuinka siis nekin koiraat joilla ei ole varsinaisia pariutumisedellytyksiä, pääsevät parittelemaan, joskin vain tavalla joka ei todennäköisesti johda hedelmöittymiseen, mikä johtuu niiden kyvyttömyydestä kiihottaa naaras riittävän kiimaiseksi. Frankel ilmaisee asian hyvin osuvasti: ”Se ei ole parin valinta, vaan lisääntymistehokkuus, josta on kyse” (Frankel 1994, 167).

Kaksi vuotta myöhemmin julkaisemassaan artikkelissa Huxley keskittyi tutkimiensä lintujen niin sanottuihin ”rakkauden tapoihin¹⁶”, joilla hän viittaa onnistunutta yhdyntää edeltäneisiin lähitapahtumiin. Evoluutiivisesta näkökulmasta häntä ei kiinnostanut miksi juuri tietyt yksilöt pariutuvat keskenänsä, vaan parinmuodostus yleisemmin. Tätä kuvastaa muun muassa se, että käsitellessään toissijaisia sukupuoliominaisuuksia hän rajaa tarkastelunsa pariutumisen jälkeiseen, parittelua edeltävään aikaan (Huxley 1916, 147, 149, Frankel 1994, 167).

Vuonna 1921 Huxley toistaa, ettei sukupuolivalinta voi olla evoluutioon vaikuttava tekijä. Hän pitäytyy kannassaan, jonka mukaan soidinmenoista ei seuraa jonkin yksilön valintaa toisen yli, vaan niillä on ”yksiselitteisesti vain kiihottava tehtävä”, joka palvelee lisääntymistä (Huxley 1921, 565-566). Täten toissijaisista sukupuoliominaisuuksista koituu luonnonvalinnalla selitettävä hyöty. Tämä näkemys kumpuaa Huxleyn edistyspainotteisesta, Darwinista poikkeavasta evoluutio-katsomuksesta. Koiras pikemminkin kiihottaa kuin houkuttelee naarasta valitsemaan itseään. Naaraan päätös koskien parittelukumppania näyttäytyy Huxleylle summittaisena (Huxley 1930, 77). Tällöin, koska sukupuolivalinta perustuu pariutumisen epäsummittaisuuteen, sukupuolivalintaa ei ole.

16 Englanniksi ”love-habits”.

Sturtevantin ja Morganin karpästäutkielmien vaikutus Huxleyn sukupuolivalintakäsityksiin on havaittavissa vielä vuonna 1923 hänen kirjoittaessaan, ettei sukupuolten välistä sukupuolivalintaa ole, koska kumppanin valintaa ei tapahdu (Huxley 1923, 270). Frankel kirjoittaa, että Sturtevantin tavoin myös Huxley sivuuttaa selvän mahdollisuuden, että koiraiden kiihotuskykyeroista voisi seurata evoluutiota, mikä ei ole ristiriidassa darwinilaisen sukupuolivalintaopin kanssa (Frankel 1994, 168). Frankel arvioi Huxleyn ymmärtäneen, että hänen näkökantansa huomattavilta osin sisällyttää sukupuolivalinnan luonnonvalintaan (Frankel 1994, 168).

3.3 Huxley yksi- ja moniavioisuudesta

Huxley piti yksiavioisuutta moniavioisuutta korkeampiavertoisena. Frankel muistuttaa Darwinin otaksuneen sukupuolivalinnan ja sukupuolten välisen sukupuolivalinnan olevan yleisempää moniavioisilla kuin yksiavioisilla lajeilla.¹⁷ Vaikka Huxley tunsi useita moniavioisia lintulajeja, hän rajasi tutkimuksensa lähes kokonaan yksiavioisiin paikkalintuihin. Frankel kirjoittaa, että Huxley sovelsi silloisia jälkiviktoriaanisia seksuaalisuutta koskevia sosiaalisia normeja tutkielmiinsa eläinten paritumis- käyttäytymisestä (Frankel 1994, 167-168). Huxleyn artikkeli vuodelta 1916 tukee selvästi Frankelin tulkintaa. Huxley kirjoittaa: ”Älkää pitkö minua taikauskaisena¹⁸, kun sanon että jopa linnulla, uskoakseni hienoimmat tunteet ja kaikkein tyydyttävän onni on, kuten ihmiselläkin, liittyneenä yksiavioisuuden muotoon” (Huxley 1916, 147).

Sukupuolivalintavastaisuuden liittyminen viktoriaaniseen siveyskäsitykseen jatkuu vuonna 1923 Huxleyn kirjoittaessa, että ”on mahdotonta pitää Darwinin alkuperäistä sukupuolivalintaoppia riittävänä selityksenä yksiavioisten lintujen soitimille ja toissijaisille sukupuoliominaisuuksille” (Huxley 1923, 269). Frankel toteaa, ettei Huxley pitänyt sukupuolten välistä sukupuolivalintaa merkittävänä evolutiivisena tekijänä seurauksena siitä, että Huxley rajasi aineistonsa ainoastaan yksiavioisiin lintulajeihin (Frankel 1994, 169). Tähän viittaa myös Huxleyn varhaisemmassa, vuoden 1914 artikkelissa kuvaama ajatus, jonka mukaan voi olla lajin hyödyn mukaista pitää

17 Myös Ridley kirjoittaa, että ”sukupuolivalinta ilmenee voimakkaammin moniavioisissa, kuin yksiavioisissa lajeissa” (Ridley 2004, 328).

18 Englanniksi ”fantastic”.

seksuaalinen pari yhdessä (Huxley 1914, 524).

3.4 Huxley ja sukupuolen sisäinen sukupuolivalinta

Huxley, varhaisessa vuoden 1914 artikkelissaan, selittää sukupuolten välisen mutta myös sukupuolen sisäisen sukupuolivalinnan seksuaalisella kiihottuneisuudella, joka ”sisältää seksuaalisen halun, ja myös koiraiden keskinäistaistelun seksuaalisen halun seurauksena” (Huxley 1914, 527). Huxley pelkistää myös valittavana olevan sukupuolen keskinäiskamppailun seksuaaliseen kiihottuneisuuteen, joka on keskeisessä osassa hänen sukupuolivalintaa koskevaa selitystään. Huxleyn ajattelulla on yhteys Wallaceen, sillä myös Huxley kirjoittaa vuoden 1923 artikkelissaan, että mikäli harvinaisena pitämällään sukupuolen sisäisellä sukupuolivalinnalla on mitään evolutiivisia vaikutuksia, niin ne ovat luonteeltaan samansuuntaisia luonnonvalinnan kanssa (Huxley 1923, 286). Frankel tulkitsee, kuinka Huxleyn käsitys evoluutiosta edistyksenä sai hänet sivuuttamaan mahdollisuuden, että kaksi valintaa, luonnollinen ja sukupuolinen, voisivat toimia vastavoimaisesti (Frankel 1994, 169).

Huxleyn suoranaisesti epädarwinilaisten sukupuolikäsitysten lisäksi, epäsuoremmin, hänen kaksi- ja kolmekymmentäluvulla tutkimansa ilmiö ”suhteellinen kasvu”¹⁹, myöhemmin allometria, rappeutti darwinilaisen sukupuolivalinnan olennaisuutta paitsi hänen ajattelussaan, myös myöhemmässä ajattelussa. ”Taas”, Huxley-historioitsija Frankel kirjoittaa ”sukupuolivalinta sivuuttuu luonnonvalintaa korostettaessa” (Frankel 1994, 169). Frankel tietää kertoa, ettei Huxley ollut ensimmäinen suhteellisesta kasvusta kirjoittanut, mutta hänen myötään se opittaisiin tuntemaan allometrianä, ”joka merkitsee jonkin kehonosan muusta kehosta poikkeavaa kasvunopeutta” (Frankel 1994, 169, 179, Huxley, Tessier 1936, 780). Huxley kirjoittaminen allometriasta liittyy darwinilaisen evoluutio-opin epäsuosioon 1920-luvulla. Silloisista vaihtoehtoista yksi oli ortogeneesi²⁰, jota Huxley allometriallaan vastusti. Esimerkki ortogeneettisestä selityksestä esimerkiksi peuraiden sarvien koon kasvulle on, että suurempisarvisuutta kohtaan on niin sanottua orthogeneettistä vetovoimaa. Huxley sen sijaan selitti ilmiötä allometrialla niin, että mikäli ruumiin ja sarvien koon välillä on allometrinen yhteys, ja

19 Englanniksi ”relative growth”.

20 Ortogeneesi olettaa eliöille sisäsyntyisen, evolutiivista suuntaa antavan mysteerisen voiman.

suurempikokoisen ruumiin puolesta on valintaa, niin näennäinen orthogeneettinen päämäärä suurisarvisuutta kohden selittyisi luonnonvalinnalla (Frankel 1994, 169-170). Huxley siis selitti Darwinin sukupuolen sisäisestä sukupuolivalinnasta koituvina pitämänsä sarvet ja muut vastaavat kamppailupiirteet luonnonvalinnalla. Molemmat sukupuolivalinnan muodot selittyvät Huxleyllä luonnonvalinnalla.

Allometriaa käsittelevässä kirjassaan *Problems of relative growth*, vuodelta 1932 Huxley kirjoittaa olevan oikeutettua päätellä, että toissijaiset sukupuoliominaisuudet, erityisesti sukupuolen sisäisessä sukupuolivalinnassa jalostuneet, ovatkin toissijaisten allometristen kasvuyhteyksien tuloksia, eikä niillä ole sopeuttavaa merkitystä. Huxley ilmaisee huomiota herättävästi, että hänen esittämänsä selitys toissijaisille sukupuoliominaisuuksille ”vapauttaa” tutkimuksen utilitarianististen vastausten etsinnästä (Huxley 1932, 214, 221). Allometriallaan Huxley tarjosi darwinilaisen selitysvaihtoehdon epädarwinilaiselle orthogenialle, mutta samalla ominaisuudet, jotka Darwin mielsi sukupuolen sisäisestä sukupuolivalinnasta seuranneiksi, selittyivät luonnonvalinnalla. Mutta se mitä Huxley tarkoittaa allometrian utilitarianismista vapauttamisella liittyyneeseen siihen, että hän tietää toissijaiset sukupuoliominaisuudet epäsopeuttaviksi, jolloin niitä ei voi selittää luonnonvalinnalla. Näin hän välttää elämäkatsomuksessaan edistystä taannuttavina näyttäytyvien piirteiden käsittelyn.

3.5 Huxleyn sukupuolivalinta-artikkelit vuodelta 1938 ja Moderni synteesi -kirja

Huxley tiivisti sukupuolivalintaa koskevat näkemyksensä kahteen vuonna 1938 julkaistuun artikkeliin. Vuoden 1938 artikkelit ovat yleisimmin mainittu syy, miksi sukupuolivalintaoppi sivuuttui viime vuosisadan puolivälissä. Frankelin mukaan nuo kaksi artikkelia olivat 1900-luvun alkupuolen aihepiirinsä lainatuimmat (Frankel 1994, 181). Kuten aiemmissaankin artikkeleissa, hän sisällyttää sukupuolivalinnan luonnonvalintaan korostamalla toissijaisten sukupuoliominaisuuksien ja soidinmenojen merkitystä lajitunnistuksessa tai seksuaalisina kiihokkeina.

Huxley aloittaa sukupuolivalinta-ajatuksiaan kokoavan artikkelin ”The present standing of the theory of sexual selection” seuraavalla lauseella: ”Mitään Darwinin oppia ei ole

vastustettu niin ankarasti kuin sukupuolivalintaoppia.” Otettaessa huomioon kuinka tietämättömiä tuolloin oltiin, se kuitenkin oli Darwinilta saavutus, Huxley arvioi. Darwinin alikehittynyt ymmärrys antoi liiaksi arvoa oletukselle, jonka mukaan toissijaisilla sukupuoliominaisuuksilla täytyy olla seksuaalinen tehtävä. Sitten on huomattu, kuinka lisääntyminen liittyy mielentilaan ja muihin korkeampiin aivokuoren ilmiöihin. Huxley syyttää Darwinia myös siitä, ettei hän ajatellut loppuun tekemäänsä jaottelua sukupuolen sisäiseen ja sukupuolten väliseen sukupuolivalintaan. Koska toissijaiset sukupuoliominaisuudet aikaansaavat tehostetun lisääntymisen, siihen liittyvä valikoituvuutta on nimitettävä luonnon- eikä sukupuolivalinnaksi Darwinin tulkitsemalla tavalla. Hän lukee Darwina valikoivasti poimien kohdan, jossa Darwin sanoo monen toissijaisen sukupuoliominaisuuden alkuperäksi luonnonvalinnan (Huxley 1938a, 9, 17, 20-21). Huxley palaa taas Sturtevantin karpäartikkeliin vuodelta 1915, jonka yhteydessä hän pitää järkevänä suhtautua toissijaisiin sukupuoliominaisuuksiin ”psykologisina peniksinä”, sillä Sturtevant osoitti kokeellisesti, että siipiväristys johti kohonneeseen hedelmöittävyYTEEN, koska se tuotti ”kohotetun valmiuden” naaraissa. Koe osoitti myös, ettei kyseessä voi tulkita olevan valinta, sillä koiras, jonka siivet oli leikattu, tuli yhtäläillä vastaanotetuksi kuin täysisiipinen koiras (Huxley 1938a, 21). Huxley tulkitsee lisääntymiserot luonnonvalinnaksi. Koska toissijaiset sukupuoliominaisuudet liittyvät lisääntymiseen, sisältyy sukupuolivalinta luonnonvalintaan. Jos Darwin olisi ollut tarkempi valintojen suhteesta kirjoittaessaan ja perustellut valintojen vastavoimaisuuden lisääntymiseroihin perustuvaksi, Huxleyllä mutta myös myöhempien aikojen biologisten keskuudessa vallitsevaa luonnonvalinnan yksinoikeudellista samaistusta lisääntymiseroihin ei nähdäkseni olisi tapahtunut.

Toisessa samana vuonna julkaistussa artikkelissa otsikoituna ”Darwin's Theory of Sexual Selection and the Data Subsumed by it, in the Light of Recent Research” Huxley selittää, kuinka toissijainen sukupuoliominaisuus lietsoo psyykkis-fysiologisen paritteluvaikeustilan, joka sulkee pois valinnan mahdollisuuden. Linnuilla soidin voi samanaikaistaa sukupuolten seksuaalirytmiiä ja aiheuttaa psykologisia muutoksia johtaen yhdyntään. Huxley kirjoittaa, kuinka nämä tehostavat lisääntymistä eivätkä selittyäkseen tarvitse erityistä sukupuolivalinnan muotoa” (Huxley 1938b, 422-423). Huxleyn mukaan darwinilainen sukupuolivalintaoppi tulisi korvata kahdella käsitteellä,

epigaamisella- ja intraseksuaalisella valinnalla (Huxley 1938b, 431). Jaottelun sisältö muodostuu hänen jo aiemmin tekemistään kuvauksista. Huxleyn intraseksuaalinen valinta muistuttaa sukupuolen sisäistä sukupuolivalintaa. Frankel lukee epigaamisen valinnan, jonka Huxley tulkitsee pariutumisen tehostajaksi, osaksi luonnonvalintaa. Intraseksuaalinen valinta on wallacelaisittain tulkittua luonnonvalinnan kanssa samansuuntaista sukupuolen sisäistä sukupuolivalintaa, eikä käytännössä poikkea siitä, ainakaan Darwinin tarkoittamalla tavalla. Huxley suorastaan omistautui painottamaan luonnonvalintaa, Frankel kirjoittaa. Darwinin mukaan luonnonvalinta ja sukupuolivalinta voivat toimia vastavoimina, sukupuolivalinnan aiheuttaessa luonnonvalinnan kannalta haitallisia, epäsopeuttavia piirteitä (Frankel 1994, 173). Huxley sivuutti paitsi sukupuolivalinnan, myös valintojen suhteen.

Biologian historiallista ajankautta kuvaava käsite ”moderni synteesi” on peräisin Huxleyn saman nimisestä kirjasta vuodelta 1942. Huxley kirjoittaa, kuinka ”uudelleensyntynyt (mendeliläinen) darwinismi, tämä mutatoitunut feeniks, nousi polttorovionsa tuhista.” Sukupuolivalinnan kannalta kirja ei tarjoa paljoa, sillä toissijaiset sukupuoliominaisuudet liitetään edelleen luonnonvalinnalliseksi koettuun lisääntymistehokkuuteen ja kumppanin tunnistukseen (Huxley 1942, 35-37). Modernia synteisiä, biologian historiallisena aikakautena kuvastaa sukupuolivalintaopin äärimmäisen vähäinen huomiointi. Seuraavassa luvussa syvennymme aiheemme kannalta keskeisellä tavalla biologian vallankumoukselliseen uudistukseen. Huxleyn teoksen osalta huomionarvoista on: ”ei mutaatio, ei valinta yksin luo, vaan keskenään ovat ne luovia” (Huxley 1942, 28). Seikka, että Darwin loi vuorovaikutussuhteen summittaisuuden ja välttämättömyyden välille on tulkittu hänen suurimmaksi ansiokseen. Muuntelu on summittaista, mutta valinta luo ”järjestynyttä monimutkaisuutta” (Koonin 2012, 3).

3.6 Osion päätäntö

Vuonna 1912 Huxley suhtautui sukupuolivalintaan ristiriitaisesti. Toisaalta hän vetosi sukupuolivalintamyönteiseen Selousin, toisaalta sukupuolivalintavastaiseen Sturtevanttiin. Toisaalta hän kirjoittaa että naarailla on päätäntävaltaa, toisaalta hän

toteaa sukupuolivalinnan vähäpätöiseksi. Vuoden 1914 esseessä Huxleyn sukupuolivalintakanta kärjistyy Selous-vaikutuksen hävitessä. Tilalle tulee Pycraft ja hormonaaliset eritteet, joihin sukupuolivalinta palautuu. Toissijaiset sukupuoliominaisuudet eivät ole valinnan peruste, vaan kiihoke. Ne eivät ole pariutumisen, vaan lisääntymisen ehto: kaikki pääsevät parittelemaan, mutta vain osa hedelmöittää.

Vuonna 1921 hän toistaa tämän kannan. Sukupuolivalinta palvelee lisääntymistä ja toissijaisista sukupuoliominaisuuksista koituu luonnonvalinnalla selitettävä hyöty. Tämä liittyy siihen, että hän käsitti evoluution edistymiseksi ja piti sukupuolivalintaa taannuttavana. Myöskään koska Huxley piti pariutumista summittaisena, sukupuolivalintaa ei ole. Toisaalta Huxleyn sukupuolivalinnallisen tutkimuksen rajoittuminen vain yksiavioisiin lajeihin rajoitti hänen johtopäätöksiään. Myös hänen allometria-artikkeleilla ja kirjalla oli darwinilaisen sukupuolivalinnan kannalta epäsuotuisia vaikutuksia, kun toissijaisista sukupuoliominaisuuksista tuli luonnonvalinnalla selitettäviä.

Huxleyn artikkelit vuodelta 1938 olivat vaikutusvaltaisia. 1900-luvun puolivälin sukupuolivalintavastaisuus perustuu huomattavilta osin näihin töihin. Sukupuolivalinta sisältyy luonnonvalintaan, koska toissijaiset sukupuoliominaisuudet ovat kiihokkeita tai lajitunnisteita. Sukupuolivalinta sisältyy luonnonvalintaan siis siksi, koska se tehostaa lisääntymistä. ”Ydin on, että Huxley sisällytti sukupuolivalinnan luonnonvalintaan sen vuoksi, että darwinilaisessa valintaopissa lisääntymistehokkuus luettaisiin kuuluvaksi luonnonvalintaan” (Frankel, 1994, 166) Edelleen hän vetoaa Sturtevantin tuolloin yli kaksikymmentä vuotta vanhoihin tutkimuksiin ja toistaa vanhoja ajatuksia uusilla käsitteillä. Huxley tulkitsee lisääntymiserot luonnonvalinnaksi. Koska toissijaiset sukupuoliominaisuudet liittyvät lisääntymiseen, sisältyy sukupuolivalinta luonnonvalintaan. Sama päättely toistuu 2000-luvulla.

Frankel pitää Huxleyn sukupuolivalinta-artikkeleita sekavina, mutta selkeää niissä on sukupuolivalintaoppivastaisuus, ja sen viestin ne onnistuneesti välittivät tuleviksi vuosikymmeniksi eteenpäin (Frankel 1994, 171-173).

4 Mayr

Ernst Mayr on käsitykseni mukaan ensimmäinen, joka kirjoittaa, että kelpoisuuden tulkintatapa on yhteydessä sukupuolivalinnan sisällyttämiseen luonnonvalintaan, siis valintojen suhteeseen. Mayr mainitsee aiheen toistuvasti vuoden 1972 jälkeen, mutta ei kehitä ajatusta. Hän ei myöskään esitä selkeää mielipidettä siitä, millainen valintojen suhteen tulisi olla, mutta kirjoittaa hänestä tuntuvan ”kuin jotain oltaisiin menetetty”. Mayrin alku-uran sukupuolivalintakäsitys perustuu Huxleyn aiemmin tässä käsiteltyihin, vuoden 1938 artikkeleihin ja hänen kirjaansa *Modern synthesis*.

Valintojen suhteen määritelmä ja valintojen erillismääritelmät liittyvät kiinteästi toisiinsa. Kuinka Mayr voisi olla darwinilaisittain oikeassa valintojen suhteesta, jos hänen sukupuolivalintakäsityksensä perustuvat epädarwinilaisiin lähteisiin? Hänen mukaansa populaatiogenetiikka muutti kelpoisuuskäsitettä niin, että sukupuolivalinnan ja luonnonvalinnan ero mitätöityi. Hän arvosteli genetiikkaa tästä, tarkentamatta kuitenkaan darwinilaisen valintojen suhteen menetyksen arvoa. Jos hän olisi ymmärtänyt sukupuolivalinnan pariutumiseksi lisääntymisen ehtona ja pariutumiseroista seuraaviksi lisääntymiseroiksi tai sen, mitä Darwin kirjoitti valintojen suhteesta, olisi hän saanut tekemästään huomiosta tehokkaamman asean itseistarkoitukselliseksi jääneeseen sotaansa geenikeskeisyyttä vastaan.

4.1 Mayr ja sukupuolivalinta

Kuuluisassa teoksessaan, vuonna 1942 julkaistussa *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist* Mayr kirjoittaa, että käyttäytymiserot ovat yksi tärkeimmistä lajien risteytymistä estävistä tekijöistä. Tällaisiksi käyttäytymistekijöiksi Mayr luetteloi erinäiset parinmuodostusta ja yhdyntää edeltävät soidinmenot, kuten värityksien, hajujen, äänien, laulujen ja liikesarjojen näyttävän esilletuonnin. Hän myöntää ”jokseenkin vaikeaksi tehtäväksi” tulkita kyseisiä ilmiöitä, koska ne ovat ominaisuuksia, joilla voi hänen mukaansa voi olla jopa kolminainen tehtävä: ne voivat varoittaa tai uhata ja siten lannistaa saman lajin kilpakosijoita; tai ne voivat olla lajitunnistusmerkkejä, jotka takaavat pariutumisen saman lajin yksilöön; tai ne voivat

olla seksuaalisia yllykkeitä, jotka kohottavat elimistöllistä valmiutta yhdyntään (Mayr 1942, 254). Mayrin kuvaus muistuttaa Huxleystä, ja hänen vuonna 1938 julkaisemiaan sukupuolivalinta-artikkeleita Mayr käyttääkin lähteinä. Huxleyn lisäksi Mayr vetoaa O. W. Richardsin vuonna 1927 julkaistuun artikkeliin ”Sexual selection and allied problems in the insects”, jossa Richards näkee toissijaisten sukupuoliominaisuuksien syntyneen luonnonvalinnan seurauksena. Richards ei usko kyseisillä ominaisuuksilla olevan mitään erityistehtävää, vaan hän selittää ne Huxleyn allometria-artikkeleilla. Toisaalta Richards ajattelee, että koiraan rehentelyominaisuudet johtuvat naaraiden nirsoudesta, joten liehittely lyhentää pariutumisaikaa ja varmistaa naaraan olevan paritteluvalmis, joten Richards muistuttaa Huxleytä myös niiltä osin (Richards 1927, 304, 324-345, 344-345). Mayr tekee sukupuolivalintakantansa selvemmäksi, omasanaisesti, myöhemmin samassa kirjassa ajatellessaan ”nykyään käsitettävän, että moni sellainen ilmiö, joka on aiemmin luettu sukupuolivalinnan aikaansaamaksi, onkin itseasiassa lajitunnusmerkki. Niiden ensisijainen tarkoitus vaikuttaa olevan saman lajin yksilöiden tapaamisen ja tunnistautumisen helpottaminen sekä eri lajien risteytymisen ehkäiseminen” (Mayr 1942, 254). Mayrin teoksessa, jota pidetään yhtenä modernin synteesin klassikoista, on sukupuolivalinnan osalta voimakas Huxley-yhteys. Mayr ei vielä tuolloin erottanut sukupuolivalintaa luonnonvalinnasta. Hänen syynsä tähän oli Huxley.

Mayrin kirja *Animal species and evolution* vuodelta 1963 aloitti populaatioajattelun, jonka mukaan sopeumat ovat yksittäisten eliöiden ominaisuuksia, mutta evoluutio on geenipoolien ominaisuus. Mayrin kirjassaan esittämä niin sanottu biologinen lajimääritelmä perustuu lajien välisen lisääntymisen mahdottomuuteen. Lajiutumista edeltää kahden samaa lajia olevan yhteisön erillään olo, jonka aikana ne eriytyvät seksuaalisesti yhteensopimattomiksi (Mayr 1963, 797, Veuille 2010, 152, Koonin 2012, 14). Tähän yhteyteen Mayr tulkitsee myös soidinmenot ”jotka lopulta ovat lajieristeitä”. Toisaalla teoksessa myös Huxleyn seksuaalisten kiihotteiden käsite toistuu edelleen (Mayr 1963, 96, 199). Mayr kirjoittaa, kuinka toissijaiset sukupuoliominaisuudet ehkäisevät lajien risteytymistä ja tarjoavat näin kantajalleen valinnallista etua (Mayr 1963, 127). Edelleen, yli kaksikymmentä vuotta myöhemmin, Mayr selittää toissijaisten sukupuoliominaisuuksien olemassaolon luonnonvalinnalla.

”Populaation käsitteelle on monta käyttötapaa, eikä sanakirjastakaan ole apua”, Mayr kirjoittaa vuoden 1970 teoksessaan *Populations, species and evolution*. Hän jatkaa määrittellen yhteisön tavalla, joka poissulkee sukupuolivalinnan. Muun muassa populaatiogenetiikan vaikutuksesta, Mayr kirjoittaa, yhteisö-käsitteen käyttö on rajattu paikallisyhteisöön. Hän etenee yhteisön määrittelyssään: ”Kaikki paikallisen yhteisön jäsenet jakavat yhden geenipoolin, ja sellainen yhteisö voidaan määrittellä myös 'ryhmäksi yksilöitä jossa kaikilla on yhtäläinen mahdollisuus pariutua ja lisääntyä' olettaen tietenkin heidän olevan sukukypsiä, vastakkaisia sukupuolia ja samanarvoisia suhteessa sukupuolivalintaan.” Mayr tiivistää, että ”paikallisyhteisö on määritelmällisesti ja ihanteellisesti panmiktinen²¹, siis summittaisesti pariutuva, yksikkö” (Mayr 1970, 82). Mayrin vuonna 1970 suosima populaatiomääritelmä sulkee sukupuolivalinnan pois. Sukupuolivalinta on pariutumisen epäsatunnaisuutta.

Vuonna 1982 Mayr palaa tuolloin yhdeksäntoista vuotta vanhaan teokseensa vuodelta 1963, jossa hän halusi huomioida sellaiset luonnonvalinnan muodot, jotka parantavat yksilön lisääntymismenestystä, mutta eivät sopeuta lajia. ”Taipumus tulkita sukupuolivalinta laajasti miksi tahansa ulkomuodolliseksi tai käytökselliseksi ominaisuudeksi, joka antaa lisääntymisetua on tänä päivänä oikeutettu”. Nyt Mayr pitää darwinilaista sukupuolivalintaoppia rajoittuneena, kun se määrittellään vain pariutumisella. Mayrin kirjoittaa tuolloin uusien tutkimusten osoittavan eräiden sukupuolivalinnallisen käyttäytymispiirteiden valituksi tulemisen johtavan parantuneeseen selviytymis- tai lisääntymismenestykseen. Esimerkkeinä tällaisista seksuaalivalinnallisista käyttäytymispiirteistä hän pitää jälkeläisen ja vanhemman kanssakäymistä, sisarusten sekä muidenkin yksilöiden välistä kilpailua (Mayr 1982, 597; 1963, 199-201). Mayr jäsentää sukupuolivalintaa liennyttäen luonnonvalinnan ja sopeutumisen suhdetta: Hän ajattelee luonnonvalinnalle erillismuodon, joka ei johda sopeutuneisuuteen. Tuo lisääntymistä tehostava erillismuoto on sukupuolivalinta, jonka Mayr lukee luonnonvalinnan osaksi. Lisääntymisen ja luonnonvalinnan suhde on hänelle ehdottomampi kuin sopeutumisen ja luonnonvalinnan suhde. Lisääntymisetu lukeutuu luonnonvalinnaksi, vaikkei se ei sopeuttaisikaan. Mayr ei määrittele sukupuolivalintaa pariutumiseroista seuraaviksi lisääntymiseroiksi, vaan ”itsekkääksi”

21 Englanniksi ”panmictic”.

luonnonvalinnaksi. Mielestäni Mayr on oikeassa siinä ettei lisääntyvin ole välttämättä sopeutuvien, mutta käsitykseni perustuu, vastoin Mayrin tulkintaa, lisääntymisen riippuvuuteen pariutumisesta. Toisin kuin sopeutuminen, lisääntyminen ei liity yksin luonnonvalintaan. Palaan näiden käsitteiden suhteisiin viimeisessä pääluvussa. Taas lisääntyminen sisällytti sukupuolivalinnan luonnonvalintaan.

Mayr ei saavuta selkeää sukupuolivalinnan määritelmää uransa aikana. Hän ei kuitenkaan enää viittaa Huxleyhyn ja se näkyy lientyneenä sukupuolivalintaa koskevana käsityksenä. ”Nykyaikainen käyttäytymistutkimus ja kenttäbiologia ovat todistaneet aukottomasti, että naarat, eivät yksin selkärangaisissa, vaan myös hyönteisissä ja muissa selkärangattomissa ovat erittäin ”nirsoja”²² eivätkä suinkaan hyväksy ensimmäistä tapaamansa koirasta.” Nyt hän kirjoittaa, että ”sukupuolten välinen sukupuolivalinta on tosiasia, vaikkakaan valintaperiaate ei ole tiedossamme” (Mayr 1982, 597). Enää hän ei vetoa Huxleyn sukupuolivalintanäkemyksiin, vaan lainaa Batemanin sukupuolivalintaopin historian klassikkoartikkelia vuodelta 1948 ja uudempaa klassikkoa, Triversin artikkelia vuodelta 1972. Bateman ajatteli, että jos sukupuolivalinnalla voidaan selittää sukupuolten välisiä eroja, niin silloin sukupuolivalinnan on vaikutettava eri sukupuoleen eri tavalla. Trivers perusteli Batemanin ajatusta tekemällään huomiolla, että naarassukupuoli rasittuu lisääntymisestä koirassukupuolta huomattavasti enemmän (Herron; Freeman 2015, 424). Siis vuonna 1982 Mayr irtaantui Huxleyn luonnonvalinnallistavasta sukupuolivalintakäsityksestä.

4.2 Mayr ja valintojen suhde

Mayr käsittelee populaatiogenetiikan myötä muuttuneen kelpoisuuskäsitteen vaikutuksia: Luonnonvalinnan ja sukupuolivalinnan toisistaan erottaminen on mielekästä vain ymmärrettäessä kelpoisuus Darwinin määrittelemän mukaisesti. Darwinilainen kelpoisuus tarkoittaa sopeutuneisuutta: kaikki mikä parantaa eliön mahdollisuuksia selvitä olemassaolon kamppailussa parantaa sen kelpoisuutta. Darwinilainen kelpoisuus on koko yksilön ominaisuus, Mayr tähdentää. Sen sijaan myöhemmin geneetikot, erityisesti Haldane, Fisher ja Wright uudelleenmäärittivät

22 Englanniksi ”coy”.

kelpoisuuden geenikohtaiseksi niin, että yksittäisellä geenillä on kelpoisuus. Mayrin mukaan tästä johtuen kelpoisuus yksinkertaistavasti uudelleentulkittiin anniksi seuraavan sukupolven geenipooliin. Tällainen uudenlainen kelpoisuus voi Mayrin mukaan tarkoittaa joko darwinilaista kelpoisuutta, tai pelkkää lisääntymisetua, joka ei kuitenkaan välttämättä sopeuta eliölajia. Sukupuolivalinnasta tulee näin uudelleen määriteltynä yksi lukuisista luonnonvalinnan muodoista (Mayr 1972, 88). Tämä muistuttaa Huxleyn tapaa ajatella lisääntymiserot yksinomaisesti luonnonvalintaan kuuluviksi. Mayr kyseenalaistaa vastaavan päättelyn kelpoisuuden uudelleenmäärittelyn yhteydessä, mutta ajatteli samoin vuosina 1963 ja 1982.

Myös myöhemmässä biologian historiaa käsittelevässä kirjassaan hän toistaa, kuinka ”sukupuolivalintaa hyljittiin populaatiogenetiikassa, joka mielsi evoluution muutoksiksi geenien ilmenemistiheyksissä ja määritteli kelpoisuuden yksinkertaisesti geneettiseksi anniksi seuraavan sukupolven geenipooliin”. Mayr päättelee, että tämän määritelmän myötä, ”koska se pätee yhtäläisesti sekä luonnon- että sukupuolivalintaan, kaikki ero valintojen väliltä pyyhkiytyy” (Mayr 1982, 596).

Mayr syyttää yksinomaan populaatiogenetiikkaa sukupuolivalinnan laiminlyönnistä modernissa synteessissä. Hänen selityksensä sukupuolivastaisuudesta ei kuitenkaan päde häneen itseensä. Mayr oli eläintieteilijä, jonka sukupuolivalintavastaisuus periytyi muun muassa Huxleyltä. Mayrin virheellisen sukupuolivalitakäsityksen syyksi sopiikin ennemmin muun muassa Croninin mainitsema modernille synteessille ominainen taipumus pitää lajiutumiseen liittyviä kysymyksiä olennaisina ja tuolloin sukupuolivalintaa on luontevaa tarkastella lajitunnistuksen, käyttäytymiseen perustuvan isolaation, sekä muiden lajien syntyä ja säilyvyyttä koskevien ilmiöiden osana²³ (Cronin 1991, 248). Ottaen huomioon Mayrin varhaistuotannon sukupuolivalintänäkemykset on Croninin esittämä modernin synteessin lajiutumispainotus uskottavampi selitys Mayrin ajatuksille kuin populaatiogenetiikka. *Systematics and the origin of species* -kirjassa Mayrin sukupuolivalinnallisten näkemyksien lähde on nimenomaisesti Huxley, ei

23 Myös Anderssonin mielestä sukupuolivalintaa koskevien ajatusten vastustus tai sivuutus modernin synteessin laatioden taholta johtuu siitä, että he selittävät toissijaiset sukupuoliominaisuudet lajiisolaatiolla (Andersson 1994, 19). Niin tekee muun muassa Huxley kirjassaan *Modern synthesis* ja Dobzhansky teoksessaan vuodelta 1937. Myös Mayr tekee niin vuonna 1942. Mayrin teos vuodelta 1963 on tunnettu nimenomaisesti lajiutumista koskevien kysymysten käsittelystä (Koonin 2012, 14).

genetiikka (Mayr 1942, 254). Toisaalta genetiikalla on ollut vaikutuksia Mayrin tuotantoon, kuten esimerkiksi siihen, miten hän vuonna 1963 määrittelee kelpoisuuden sukupuolivalinnan poissulkevalla tavalla. Samaten vuonna 1970 Mayrin valitsema populaatiomääritelmä on paitsi geneettispainotteinen mutta myös sukupuolivalintavastainen toistaessaan oletuksen summittaisesta pariutumisesta, joka, kuten muun muassa von Sydow kirjoittaa, on auttamattomassa ristiriidassa sukupuolivalinnan kanssa (von Sydow 2012, 133). Kaikenkaikkiaan Mayrin kanta sukupuolivalintaan on muuttunut paljon hänen pitkän uransa aikana ja vaikka Mayr toimii oman valintojen suhdetta koskeva selityksensä vastaesimerkkinä on hän oikeassa siinä, että populaatiogenetiikan muuttama valintojen taso ja kelpoisuuden määritelmä johtavat sukupuolivalintaan luonnonvalintana.

Mayr esittää mielestäni edistyksellisen kysymyksen, onko sukupuolivalinta luonnonvalintaa ja huomauttaa kuinka ero riippuu tavasta tulkita kelpoisuus, mutta ei vastaa alkuperäiseen kysymykseensä selvästi. Tämän voi katsoa johtuvaksi hänen sukupuolivalintaa koskevan tietämyksensä puutteista, mistä kielii muun muassa se, että hän painottaa liikaa sukupuolidimorfiaa, sukupuolten morfologisia eroja, jotka vain mahdollisesti liittyvät sukupuolivalintaan. Oikeampi tapa olisi käyttää jaottelua ensi- ja toissijaisiin sukupuoliominaisuuksiin. Hänen sekaannuksensa peruskäsitteiden, kuten selviytymisen, pariutumisen ja lisääntymisen kanssa, tekee mahdottomaksi sen, että hän olisi käsitellyt sukupuolivalintaa toisena lisääntymisen ehtona.²⁴

Frankel toistaa Mayrin kannan vaikkei häneen viittaakaan, jonka mukaan geneettinen tapa määritellä kelpoisuus anniksi seuraavan sukupolven geenipooliin darwinilaisen määritelmän, jossa kelpoisuus liittyy parantuneeseen selviytymiseen, sijasta ”korostaa valintojen samankaltaisuutta tehden eron tyhjäksi”. Frankel lisää, kuinka populaatiogenetiikka oletti pariutumisen summittaiseksi vaikka sukupuolivalinnan määritelmä on pohjimmiltaan summittaisuudesta poikkeava pariutuminen. Hänen mukaansa sukupuolivalinnan luonnonvalinnalle alisteista asemaa selittää myös usko luonnonvalinnan riittävyyteen (Frankel 1994, 182). Tämä Frankelin viimeisenä esittämä

24 Hänen mukaansa Darwinin ongelmat johtuivat paitsi tämän valintaoppin ehdottomasta kaksinaisuudesta, mutta myös avainkäsitteiden, joiksi Mayr lukee kelpoisuuden, kamppailun ja sukupuolen välisen sukupuolivalinnan toistuvasta uudelleenmäärittelemisestä (Mayr 1972, 87-88).

huomio käy yhteen Koonin arvion kanssa. Koonin kirjoittaa modernin synteessin myötä tapahtuneesta dogmatisoitumisesta, jonka myötä luonnonvalintaa alettiin pitämään yksinoikeutettuna mahdollisuutena evoluutioon (Koonin 2012, 18).

Myös Tim Lewensin mielestä kysymys, onko sukupuolivalinta luonnonvalintaa, liittyy modernin synteessin muuttamaan kelpoisuuskäsitteeseen. Lewens kirjoittaa, että nykyisille teoreetikoille valintaopin eritteleminen luonnonvalinnaksi ja sukupuolivalinnaksi näyttäytyy usein turhana. Hänen mukaansa tämä johtuu siitä, että nykyaikaisessa tulkinnassa vain se merkitsee, että eliöt eroavat kelpoisuudessa toisistaan. Koska luonnonvalinta on määritelmällisesti kelpoisuuseroja, niin sukupuolivalinta on vain yksi lukuisista eliöyhteisöön vaikuttavista valintapaineista (Lewens 2018, 3, 8). Myös von Sydow otaksuu, että geenipoolipainotus ja samanaikainen oletamus pitkälti itsenäisistä geeneistä, johtivat yhdessä musertavaan sukupuolivalinnan kieltämiseen modernin synteessin kannattajien joukossa (von Sydow 2012, 133).

Lisäksi Mayr osoittaa, että kysymys valintojen suhteesta liittyy myös valinnan tasoon: ”Ei ole epäilystäkään, etteikö oletamus geenistä valinnan kohteena yksilön sijasta pyyhkisi luonnonvalinnan ja sukupuolivalinnan välisen eron” (Mayr 1992, 183). Mayr nimittää tapaa nähdä eliö mahdollisimman pieninä osina, joista kullakin on valinta-arvo, ”hairahtaneeksi atomistis-reduktionistiseksi selitykseksi” (Mayr 1982, 590). On reduktionistista tutkia kokonaisuutta sen osina Solomon ym. kirjoittaa ja jatkaa, että kokonaisuus on enemmän kuin osiensa summa: ”Jokaisella biologisen hierarkian tasolla on sille emergenttejä ominaisuuksia, joita ei ole alemmilla tasoilla” (Solomon; Berg; Martin 2008, 5). Wallace ajatteli, ettei epäinhimillisten eliöiden älylliset kyvyt riitä parinvalintaan. Darwinkin ajatteli, että sukupuolivalinta edellyttää niitä: ”On melkein varmaa, että näillä [alempien eläinluokkien²⁵] eläimillä on liian epätäydelliset aistit ja aivan liian vähäiset henkiset kyvyt, jotta ne voisivat arvostaa toistensa kauneutta tai muita houkutuksia tai tuntea kilpailuhenkeä” (Darwin 1871, 321; suom. Leikola 2015, 267). Mielestäni valinnan taso on hyvä selitys sukupuolivalinnan sisältymiselle luonnonvalintaan. Sukupuolivalinta sisältyy luonnonvalintaan ilman atomistis-

25 Mukaan lukien nilviäiset, nivelmadot, äyriäiset, hämähäkit ja tuhatjalkaiset.

geneettistä kelpoisuusmääritelmääkin, kuten seuraavassa luvussa näytän. Sen sijaan sukupuolivalinta edellyttää aina eliötasoa, koska seksuaalinen mieltymys kohdistuu eliön ulkomuotoon. Valintojen tasosta ja sukupuolivalinnasta on esitetty myös paljon hurjempia näkemyksiä. Momme von Sydow katsoo, että myös evoluutiomekanismien tasolla tapahtuu evoluutiota ja hän pitää sukupuolivalintaa evolvoituneen evoluution tuloksena. Hänen tapauksessaan tällainen tulkinta liittyy sukupuolivalinnan evolutiivisen merkityksen, jopa paikoittaisen hallinnan, korostamiseen (von Sydow, 2012, 13-14).

4.3 Osion päätäntö

Vuonna 1942 Mayr viittaa Huxleyn sukupuolivalinta-artikkeleihin vuodelta 1938 ja niitä mukaillen tulkitsee soidinmenot lisääntymisvalmiutta kohottaviksi seksuaalisiksi ylllykkeiksi, mutta pitää soitimen mahdollisena tehtävänä myös lajitunnistautumista. Toisaalta soidin voi liittyä myös kilpakosijoiden lannistamiseen, mutta hän ei huomioi mahdollisuutta sen syvemmin. Huxleyn lisäksi Mayr viittaa Richardsin vuonna 1927 julkaistuun artikkeliin, jossa Richards selittää toissijaiset sukupuoliominaisuudet Huxleyn allometria-artikkeleilla, siis luonnonvalinnalla. Mayr päätyy painottamaan toissijaisia sukupuoliominaisuuksia ensisijaisesti lajitunnusmerkkeinä.

Kaksikymmentäyksi vuotta myöhemmin Mayr toistaa näkemyksen toissijaisista sukupuoliominaisuuksista lajieristeinä, toisaalta myös Huxleyltä peräisin oleva kiihokeajatus mainitaan. Vuonna 1970 Mayr määrittelee yhteisön sukupuolivalinnan poissulkevalla tavalla satuinnaisesti parituvaksi. Sen sijaan vuonna 1982 Mayr nostaa esiin vanhan ajatuksensa luonnonvalinnan muodosta, joka parantaa yksilön lisääntymistä sopeuttamatta lajia ja tulkitsee sukupuolivalinnan tällaiseksi luonnonvalinnan muodoksi. Toisaalla teoksessa hän kuitenkin tunnustaa sukupuolten välisen sukupuolivalinnan tosiasiaksi. Muutos liittyyne siihen, että hän korvasi Huxleyn sukupuolivalinta-käsitystensä lähteenä.

Vuonna 1972 Mayr käsitti, että valinnan taso ja siihen liittyvä kelpoisuuden tulkinta voi määrittää valintojen suhteen. Hänen alkuperäinen huomionsa oli, että jos kelpoisuus

tulkitaan geenikohtaiseksi, sukupuolivalinta sisältyy luonnonvalintaan. Hän käytti tätä geenikeskeistä evoluutiokäsitystä vastaan kuitenkin tarkemmin kuvaamatta, miksi valintaopin tulisi olla sekä luonnonvalinnasta että sukupuolivalinnasta koostuva.

Huolimatta Mayrin epäyhtenäisestä sukupuolivalintakäsityksestä hän kysymyksineen ja kantoineen mahdollisesti edesauttoi sukupuolivalintaopin uudelleen tuloa 1960-1970 - luvuilla. Sukupuolivalinnan suosioontulo liittyy siihen, että 1960-luvun ekologiassa huomio kohdistui muun muassa Mayrin valinnan tasona painottamaan yksilövalintaan (Andersson 1994, 19). Myös Mayr itse katsoo sukupuolivalinnan uudelleentulon liittyvän yksilövalintaan: ”Lähivuosina yksilö on palannut asemaansa valinnan ensisijaisena kohteena ja siten Darwinin sukupuolivalinnan käsitteen elävöittämisestä on tullut taas kunnioitettavaa” (Mayr 1982, 596). Tässä suhteessa Mayrilla voi olla ansioita sukupuolivalintaopin palauttamisessa.

Sukupuolivalintaoppi on tätä nykyä jo usean vuosikymmenen ajan kasvanut ala ja on yksi kiihkeiden tutkituista evoluutiobiologian haaroista. Veuille kirjoittaa kuinka suuri muutos sukupuolivalintaan suhtautumisessa tapahtui Campbellin 1972 toimittamassa artikkelikokoelmassa, jonka osana myös Mayrin tärkeä artikkeli julkaistiin. Veuille vertaa teosta edistysaskeleeseen Lajien synnyn satavuotisvuonna julkaistuun Barnettin toimittamaan kokoelmateokseen, jonka sukupuolivalintaa käsittelevä, Maynard Smithin kirjoittama osio pitäytyi edellä käsitellyissä karpästutkimuksissa (Veuille 2010, 152).

Mayr aloitti liian kapealla, tiukasti rajatulla sukupuolivalintamääritelmällä mutta päätyi liian kattavaan, kaikki lisääntymisedut sisältävään määritelmään. Mayrin tuotannossa ei ole kelvollista sukupuolivalintaopin tulkintaa ja mahdollisesti siksi hän ei, mielestäni kyllin tehokkaasti, korosta millainen valintojen suhteen tulisi olla.

5 Vallitsevan valintojen suhteen kriittinen tulkinta

Tässä luvussa esittelen vallitsevaa käsitystä sukupuolivalinnan ja luonnonvalinnan suhteesta, jonka mukaan sukupuolivalinta sisältyy luonnonvalintaan. Tämän lisäksi arvioin sen puolesta esitettyjä, biologis-filosofia väitteitä. Lopuksi esitän huomioni valintojen suhteeseen vaikuttavista käsitteellisistä tekijöistä.

5.1 Vallitseva valintojen suhde

Douglas Futuyma kirjoittaa, että ”on yleisen tavan mukaista pitää sukupuolivalintaa luonnonvalintana” (Futuyma 2005, 251). Thierry Hoquetin arvion mukaan se, onko sukupuolivalinta luonnonvalintaa on perustavanlaatuinen ja vanha kysymys, johon ei kuitenkaan ole selvää vastausta, viitaten Mayrin valintojen suhdetta koskevaan vuoden 1972 artikkeliin. Hoquet pitää toimittamansa sukupuolivalintaa koskevan artikkelikokoelman johdannossa valintojen suhdetta tärkeänä, mutta lopputeos sivuuttaa kysymyksen. Hän kuitenkin jatkaa kuvaustaan: ”Monet biologit ovat yhtä mieltä siitä, että sukupuolivalinta kuuluu luonnonvalintaan, mutta osa väittää, että luonnonvalinta ja sukupuolivalinta ovat erillisiä. Onko tämä kysymys pedantti? Tieteen historioitsijalle on selvää, että monet Darwinia lukeneet luulivat aluksi, että luonnon- ja sukupuolivalinta voivat olla keskenään ristiriidassa, kuten, että mahtavat somisteet, niin kuin riikinkukon pyrstö, voivat olla haitallisia yksilön selviytymiselle. Mutta, hätkähdyttävästi, tämä tärkeä kysymys esitetään vielä tänäkin päivänä: mitä yksilön ominaisuuksia voidaan, Darwinin käsittein, sanoa 'edesauttaviksi' tai 'hyödyllisiksi' (...) Mikä on valittavana, yksilön elinkelpoisuus vai geenien jälkipolviin siirto?” (Hoquet 2015, xi). Hoquet ei vastaa kysymykseensä. Katkelma tyytyy jatkamaan Darwinin ja Wallacen tulkintaeron painia sen nykyaikaisemmassa muodossa.²⁶

Mats Björklund toistaa Futuyma vallitsevaksi kuvaamaa tulkintaa valintojen suhteesta kirjoittaen, että ”se valinta, jota nykyisin kutsutaan luonnonvalinnaksi, liittyy esimerkiksi eloonjäämiskykyyn ja jälkeläismäärään. Darwin esitteli myös

26 Zahavi (1975) kirjoittaa Wallacen hengessä, että haitallisetkin toissijaiset sukupuoliominaisuudet ovat sopeumia, sillä ne viittaavat yksilön laatuun. Darwinilaisempi toisinto, joka näkee haittaominaisuudet mahdollisina on Fisher (1915).

toisentyypin valinnan, joka ei periaatteessa lainkaan eroa luonnonvalinnasta vaan on oikeastaan sen yksi muoto” (Björklund 2005, 126. suom. Kalliola). Vallitsevaa tulkintaa toistavat myös (Krogh 2011, 307²⁷, Freeman ym. 2017, 522²⁸, Verma & Agarwal 2004, 886²⁹, Solomon, Berg & Martin (2008), 1115³⁰).

Samoin kuin kaikki vallitsevan suhteen kannattajat, myös Malte Andersson pitää sukupuolivalintaa luonnonvalintana, joskin muista poiketen hän perustelee kannanottoaan viitaten John Endlerin vuonna 1986 julkaistuun kirjaan *Natural selection in the wild* (Andersson 1994, 8.). Siellä Endler kirjoittaa, että sukupuolivalinta on luonnonvalinnan ”looginen osajoukko”. Pariutumiserosta seuraava sukupuolivalinta on luonnonvalintaa, koska pariutumiserot sisältyvät kelpoisuuseroihin, jotka puolestaan ovat osa luonnonvalintaa. Tämän lisäksi Endlerillä on toinenkin syy väittää sukupuolivalintaa luonnonvalinnaksi. Luonnonvalinnan määritelmä ei ota kantaa yksityiskohtiin. Luonnonvalinnan mukaan, sen ehtojen³¹ täytyessä, ominaisuuksien yleisyydet voivat muuttua (Endler 1986, 4, 12). Sukupuolivalinnan sisältyminen luonnonvalintaan seuraa luonnonvalinnan määritelmässä käytetystä kelpoisuudesta, joka sisältää pariutumisen. Jos pariutumiserot sisältyvät kelpoisuuseroihin, jotka ovat määritelmällisesti yksinomaan luonnonvalintaan kuuluvia, sukupuolivalinta pariutumiseroina sisältyy luonnonvalintaan. Endler perustelee sukupuolivalinnan luonnonvalintaan sisältymisen vetoamalla vallitsevaan käsitteistöön näkemättä tarvetta sen oikeutukselle.

Toisessa ja edellisen lisäksi käsitykseni mukaan ainoassa lähteessä, jossa pelkän toistamisen sijasta taustoitetaan ja oikeutetaan vallitseva kanta, Stearns ja Hoekstra kirjoittavat, että ”sukupuolivalinta on luonnonvalinnan osa, joka liittyy pariutumismenestykseen. Ihmiset, jotka työskentelevät seksuaalivalinnan parissa, usein viittaavat luonnon- ja sukupuolivalintaan niin kuin ne olisivat kaksi eri asiaa. (...)

27 ”Sukupuolivalinta on luonnonvalinnan muoto.”

28 ”Sexual selection is a type of natural selection that leads to the evolution of traits that enable individuals to attract mates.”

29 ”...nykyään sukupuolivalinta on luonnonvalinnan muoto...”

30 ”Sexual selection is a type of natural selection for successful mating.”

31 Endler esittää luonnonvalinnan päätelmänä: Jos yhteisössä on a) ominaisuuseroja; b) ominaisuuksien liittyvyyttä *pariutumiseen*, hedelmöittävyys, hedelmällisyyteen, lisääntymisen ja/tai selviytymiseen: *kelpoisuuseroihin* ja c) ominaisuuksien periytyvyyttä, niin d) ominaisuuksien ilmenemistiheys muuttuu populaatiossa.

Sukupuolivalinta ei kuitenkaan ole luonnonvalinnasta laadullisesti erilainen.” Stearns ja Hoekstra jatkavat, että ”mikäli Darwin olisi käsittänyt luonnonvalinnan nykyaikaisella tavalla, siis eroiksi sekä selviytymisessä että lisääntymisessä, hän olisi ajatellut, että esimerkiksi riikinkukon pyrstö onkin luonnonvalinnan eikä sukupuolivalinnan seuraus.” Stearns ja Hoekstra ajattelevat, että pyrstön tuoma pariutumis- ja lisääntymisetu kumoaa siitä koituvat selviytymishaitat. Heidän mukaansa luonnonvalinnan ja seksuaalivalinnan erottelu ei täten ole välttämätöntä. Lisääntymiserot ovat sekä luonnonvalinnalle ja sukupuolivalinnalle sama välttämätön ehto ja siksi sukupuolivalinta on luonnonvalinnan erityispiirre (Stearns; Hoekstra 2000, 45-46). Oudoksun heidän selitystään sukupuoli-valinnan sisältymisestä luonnonvalintaan seuraavien seikkojen vuoksi. Ensiksi, jotta selviytymisen kannalta edulliset piirteet voisivat yleistyä, on selviytymis- ja lisääntymiseröjen välillä oltava yhteys. Koska Darwin kuvaa joidenkin piirteiden yleistymistä, mielestäni on outoa olettaa häneltä tuo suhde puuttuvaksi. Heille tuntematon Darwinin käsitys selviytymisen ja lisääntymisen suhteesta on ”nykyaikaista tapaa” sisältörikkaampi, mutta on totta, että jos Darwin olisi määritellyt luonnonvalinnan tavalla, joka pyyhkii hänen näiden käsitteiden välille tekemänsä suhteen, luonnonvalinta sisällyttäisi sukupuolivalinnan. Olisi erittäin mielenkiintoista tietää, mistä heidän nykyaikainen tapansa määritellä luonnonvalinta on peräisin, mutta jos se vallitsee ja kaikki lisääntymiserot ovat luonnonvalintaa, niin myös pariutumismenestyksestä seuraavat lisääntymiserot ovat luonnonvalintaa. Tulkitsen Stearnsin ja Hoekstran tarkoittaneen tätä, vaikkakin he ilmaisevat asian lisääntymiseröistä valintojen jakamana, mutta luonnonvalintaan kuuluvana välttämättömänä ehtona. Vastaavaa päättelyä oli havaittavissa jo aiemmilla biologeillamme. Kolmas huomattava epäselvyys heidän selityksessään on, kuinka he kirjoittavat pariutumis- ja lisääntymisetujen voivan kumota selviytymishaitan ja pääättelevät valintojen jaottelun sen perusteella turhaksi.

Stearnsin ja Hoekstan kuvaus on paljonpuhuva. He osoittavat selvästi, että luonnonvalinnan nykyaikaisesta määritelmästä seuraa sukupuolivalinnan sisältyminen luonnonvalintaan – he perustelevat valintojen vallitsevaa suhdetta nykyaikaisella luonnonvalintamääritelmällä. Vaikka he eivät tunne Darwinin käsitystä selviytymisen ja lisääntymisen suhteesta, joka käsitellään seuraavassa alaluvussa, huomasivat he

ansiookkaasti sen yhteyden valintojen suhteeseen.

Vallitsevan valintojen suhteen oikeutuksessa käytetyissä peruskäsitteissä on epäselvyyttä. Vallitsevan kannan puolestapuhujien väitteitä on vaikea vastustaa ennen käsitteistön yhdenmukaistamista. Katsoakseni on mielivaltaista sivuuttaa Darwinin käsitys selviytymisen ja lisääntymisen suhteesta ja pelkistää se rinnastuskonjunktioon ”ja” tai, määritellä luonnonvalinta kaikki kelpoisuuserot sisältäväksi tai käyttää ”pariutumisen- ja lisääntymisetuja” lauseessa, jossa niiden väitetään kumoavan selviytymishaitat.

Endler, Stearns sekä Hoekstra perustelivat vallitsevan valintojen suhteen luonnonvalinnan määritelmällä. Endler päätteli, että koska pariutumismenestyserot sisältyvät kelpoisuuseroihin ja kelpoisuuserot sisältyvät luonnonvalintaan, sukupuolivalinta sisältyy luonnonvalintaan. Stearns ja Hoekstra osoittavat, että mikäli luonnonvalinta määritellään sekä selviytymisen- että lisääntymisen, sukupuolivalinta sisältyy luonnonvalintaan. Seuraavaksi arvioin valintaoppia selviytymisen, pariutumisen ja lisääntymisen välisinä suhteina. Tämä on tulkintani siitä, mitä Darwin piti valintojen suhteena.

5.2 Selviytymisen ja lisääntymisen suhde

Stearnsin ja Hoekstran nykyaikaiseksi nimittämässä luonnonvalintamääritelmässä selviytymisen ja lisääntymisen suhde on rinnasteinen. Selviytymisen ja lisääntymisen käsitteiden nykyaikainen rinnastus toistuu yleisesti luonnonvalinnan määritelmässä (Freeman ym. 2017, 506³², Solomon, Berg, Martin 2008, 412³³, Herron, Freeman 2015, 733³⁴, Urry ym. 2017, 492³⁵, Verma, Agerwal 2006, 60³⁶). Myös sopeutumisen ja

32 ”Evolution by natural selection occurs when heritable variation leads to differential success in *survival and reproduction*.”

33 ”...natural selection acts on individuals, causing differential *survival and reproduction*...”

34 ”Natural selection happens when variation within a species ultimately leads to differential *survival and reproduction*...”

35 ”The concept of natural selection is based on differential success in *survival and reproduction*.”

36 ”In natural selection, as contrasted to artificial selection, the animal breeder or horticulturist is replaced by the conditions of the environment that prevent the *survival and reproduction* of certain individuals. Thus, natural selection is a term serving to inform us that some individuals leave more offspring than others.”

kelpoisuuden määritelmät rinnastavat selviytymisen ja lisääntymisen (Sober 2000, 100³⁷) mutta Ridley kuvaa, että ”sopeuttavat ominaisuudet edesauttavat selviytymistä lisääntymiseen” (Ridley 2004, 327³⁸). Ridleyä edeltävien esimerkkien ”ja” ei kuitenkaan aina ole kirjallisuudessa käytetty rinnastuskonjunktio, joka yhdistää selviytymisen lisääntymiseen luonnonvalinnan määritelmässä. Futuyma liittää ne käsittellä ”tai” (Futuyma 2005, 247). Toisaalla Futuyma muotoilee selviytymisen ja lisääntymisen yhdisteen muotoon ”ja/tai”³⁹ (Futuyma 2005, 174). Sober poikkeaa muualla kirjassa käyttämästään ”ja”-rinnastuksesta mielenkiintoisesti vain käsitellessään luonnonvalinnan mahdollista tautologisuutta, jonka yhteydessä hän määrittelee ikään kuin varman päälle selviytymisen ja lisääntymisen suhteen Futuyma tavoin ”ja/tai” - ilmaisulla (Sober 2000, 71). Douglas Futuyma paksusta tekstikirjasta löytyy kuitenkin myös muuta selviytymisen ja lisääntymisen suhdetta koskeva tietoa. Futuyma toistaa kahdesti, että ”selviytyminen on lisääntymisen ehto” (Futuyma 2005, 251, 272). Verrattuna nykyaikaisiin selviytymisen ja lisääntymisen suhteen kannalta vähämerkityksellisiin luonnonvalinnan määritelmiin, on Futuyma kuvaus selviytymisestä lisääntymisen ehtona mielenkiintoinen lähtökohta. Lisääntyäkseen on oltava elossa, Futuyma tarkoittaa. Tästä herää kysymys selviytymisen tarpeellisuudesta luonnonvalinnan määritelmässä. Jaottelu on mielekäs vain, jos selviytymisestä ei välttämättä seuraa lisääntyminen.⁴⁰ Lisäksi Futuyma tapa rinnastaa selviytyminen ja lisääntyminen ja/tai-ilmaisulla tekee asiasta monitulkintaisen. Kuitenkin suhteutettuna nykyaikaiseen epäongelmallisena koettuun mutta sisällöttömään ja-rinnastukseen on hänen kannanottonsa selviytymisestä lisääntymisen ehtona huomioitava.

Herron ja Freeman tulkitsevat Darwinin määritelleen luonnonvalinnan selviytymis- ja hedelmällisyyseroista seuraaviksi lisääntymiseroiksi (Herron & Freeman 2015, 424).

37 ”Don't forget that an organism's fitness includes both *survival and reproduction*.”

38 ”For the most part, the characters of organisms are adaptive: they increase the organisms' chances of surviving to reproduce.”

39 ”A mutation may alter one or more phenotypic characters, such as size, coloration, or the amount or activity of an enzyme. Alterations in such features [phenotypic characters] may affect *survival and/or reproduction*, the major components of fitness” (Futuyma 2005, 174). Futuyma määrittelee luonnonvalinnan: ”The differential *survival and/or reproduction* of classes of entities that differ in one or more characteristics. To constitute natural selection, the difference in *survival and/or reproduction* cannot be due to chance, and it must have the potential consequence of altering the proportions of the different entities” (Futuyma 2005, 550).

40 Muun muassa Krogh ja Bell määrittelevät luonnonvalinnan ilman selviytymiseroja, vain lisääntymiseroin (Krogh 2011, 307, Bell 2008, 418).

Bonner ja May sen sijaan kirjoittavat, että Darwinin luonnonvalinta perustui eroihin vain selviytymisessä (Bonner & May 1981, xxx). Näistä kahdesta Darwin-tulkinnasta on muodostettavissa yhdiste selviytymisen ja lisääntymisen suhteelle luonnonvalinnan määritelmässä: Selviytymiseroista seuraavat lisääntymiserot johtavat luonnonvalintaan. Tässä määritelmässä on se etu, että selviytymisen ja lisääntymisen suhde käy siitä selvästi ilmi. Tämä luonnonvalinnan määritelmä ei yksioikoisesti sisällä kaikkia lisääntymiseroja, vain selviytymiseroista koituvat. Näin voimme vielä myöhemmin liittää sukupuolivalinnan luonnonvalinnan rinnalle.

On ohimennen syytä huomioida, etteivät kaikki luonnonvalinnan määritelmät, vaikkakin valtaosa, pitäydy yksinomaan selviytymisen ja lisääntymisen käsitteissä. Tästä esimerkkinä on Endler, joka määritteli luonnonvalinnan kelpoisuudella, mikä sinällään on ratkaisu selviytymisen ja lisääntymisen suhteen epämääräisyydelle, mutta sisällyttää sukupuolivalinnan luonnonvalintaan, koska kelpoisuus on niin määritelty. Toisaalta huomattavasti monisanaisempiin luonnonvalinnan määritelmiin, joissa luonnonvalintaa koostuu eroista paitsi selviytymisessä ja lisääntymisessä, myös hedelmällisyydessä ja niin edelleen, en ota kantaa.

Selviytymisen ja lisääntymisen suhteesta voidaan sanoa, että jos selviytyminen on lisääntymisen ainoa ehto (lisääntymiserot palautuvat selviytymiseroihin) niin yhteisön selviytyvin yksilö on välttämättä myös yhteisönsä lisääntyvin. Jos käsittelymme päättyisi tähän eikä sukupuolivalintaa koskaan huomioitaisi, selviytymisen sisältyminen luonnonvalinnan määritelmään vaikuttaisi mielestäni turhalta, koska selviytyvin on lisääntyvin ja lisääntyvin on selviytyvin. Koska selviytyminen ei tuo määritelmällistä lisää, mielestäni on perustellumpaa käsittää luonnonvalinta nykyaikaisen luonnonvalintamääritelmän sijasta Kroghin (2011) ja Bellin (2008) tavoin pelkästään lisääntymiseroin.

Darwinilaisen valintojen suhde -tulkinnan kannalta selviytymisellä ja lisääntymisellä määritelty luonnonvalinta, pelkästään lisääntymisellä määritelty luonnonvalinta ja kelpoisuudella määritelty luonnonvalinta ovat kaikki ongelmallisia: kaikista vaihtoehtoista seuraa sukupuolivalinnan sisältyminen luonnonvalintaan. Mayr huomasi,

että valinnan taso ja kelpoisuuden määritelmä liittyvät paitsi toisiinsa, myös valintojen suhteeseen. Korotan samaan asemaan kysymyksen, milloin ja miksi luonnonvalinta, mutta ei sukupuolivalinta, määriteltiin lisääntymiseroiksi? Jos luonnonvalinta sisältää kaikki lisääntymiserot ilman että luonnonvalinnallisia lisääntymiseroja rajataan selviytymiseroista johtuviksi, on sukupuolivalinnallisia pariutumiseroista johtuvia lisääntymiseroja mahdoton erottaa kaikista lisääntymiseroista. Siksi sukupuolivalintaa ei voi liittää valintaopin osaksi. Jos valinnat ovat lisääntymiserojen suhteen epätasa-arvoisia niin, että määritelmällisesti ne sisältyvät toiseen mutta puuttuvat toisesta, niin se kummasta ne puuttuvat sisältyy siihen mikä ne sisältää. Sama seuraa myös kelpoisuuden epätasa-arvoisesta valintoihin sisällyttämisestä. Kirjoitan myöhemmässä alaluvussa, että lisääntyvin ei ole välttämättä kelpoisin eikä kelpoisin ole välttämättä lisääntyvin. Perustelen tuolloin, miksi luonnonvalinnan ja kelpoisuuden käsitteitä ei voi Futuymen (2005) tai Endlerin (2000) tavoin samaistaa kaksinaisessa valintaopissa.

Kuinka selviytymiserot johtavat lisääntymiseroihin? Wallacen ympäristöllisessä valinnassa eliöiden selviytymiserot tulevat ilmi vain ympäristön muuttuessa: selviytyvien yksilöiden kesken ei ole lisääntymiseroja. Frankel katsoi Darwinin kilpailullisen valintakäsityksen ja jatkuvan evoluution toisiinsa liittyviksi. Ajattelen kuitenkin, ettei tämä ehdottomasti liity siihen, että Darwin ajatteli luonnonvalinnan suosivaksi. Mielestäni myös karsiva valinta voi johtaa jatkuvaan evoluutioon, mutta silloin selviytymisen ja lisääntymisen suhde on tulkittava Wallacesta poikkeavalla tavalla: eliöillä on selviytymiseroja ja niistä seuraavia lisääntymiseroja myös muuttumattomassa ympäristössä. Sukupuolivalinnattomassa valintaopissa vain kuoleminen, elämän kesto rajoittaa lisääntymistä. Jos selviytymiserot tulkitaan lisääntymiserojen syyksi tällä tavalla, voi karsiva luonnonvalinta olla jatkuvaa. Pitkäikäisimmät lisääntyvät eniten ilmankin, että luonnonvalinta suosisi pitkäikäisyyttä. Riittää että luonnonvalinta karsii lyhytikäisimmät. Saadakseni selvemmän vastauksen kysymykseen valintojen erosta, määrittelen luonnonvalinnan karsivaksi. Selviytyminen tarkoittaa siis sitä, ettei tule valituksi.

5.3 Pariutumisen ja lisääntymisen suhde

Verma ja Agarwal arvioivat, että ”sukupuolivalinta (...) liittyy suoraan lisääntymiseroihin, jotka sisältävät parittelukumppanin löytämisen ja saamisen, parittelun, hedelmöittämisen ja jälkeläisen hoitamisen” (Verma; Agarwal 2004, 886). Endlerin mukaan se, että sukupuolivalinnan määritelmään sisällytetään paitsi pariutuminen mutta myös muita lisääntymiseen liittyviä tekijöitä kuten hedelmällisyys, mutkistaa kysymystä sukupuolivalinnasta luonnonvalinta. Myös Arnold katsoo sukupuolivalinnan käsitteellisen kavennuksen liittyväksi valintojen suhteeseen. Hän kirjoittaa, että ”yleisimmät väärinkäsitykset ovat se, että sukupuolivalinta on luonnonvalinnan osajoukko ja se, että sukupuolivalinnalla viitataan yleisesti lisääntymiseen liittyvään valintaan” (Arnold 1983, 68). Heitä mukaillen, minä rajoitan sukupuolivalinnan pariutumiseen.

En kuitenkaan tyydy sukupuolivalinnan määritelmään, josta ei käy ilmi pariutumisen suhde lisääntymiseen. Jones, Arguello ja Arnold tutkivat sukupuolivalintaa länsirannikonsalamanterilla. He vertasivat pariutumiskertojen ja jälkeläismäärän suhdetta (Jones, Arguello & Arnold 2002, 2536). Herron ja Freeman tulkitsevat heidän tutkimustuloksiaan niin, että pariutumisen yhteys lisääntymiseen oli ”vahva ja todella merkittävä.” Valittavana olevassa sukupuolessa paras pariutuja oli myös paras lisääntyjä. Herronin ja Freemanin mukaan salamantereita koskevat tulokset ovat yleistettävissä (Herron & Freeman 2015, 429).

Futuyman mukaan selviytyminen on lisääntymisen ehto. Jonesin, Arguellon ja Arnoldin tuloksiin vedoten myös pariutuminen on lisääntymisen ehto. Näin esimerkiksi Solomonin, Bergin ja Martinin huxleylainen sukupuolivalinnan lisääntymisetuina määrittely on tulkittavissa sukupuolivalinnan täyttä merkitystä tuntemattomaksi (Solomon, Berg & Martin 2008, G-40). Darwin vahvisti sukupuolivalinnan määritelmää *Lajien synnystä Ihmisen polveutumiseen* jossa hän kirjoittaa, että sukupuolivalinta ”riippuu siitä, kuinka paljon etua tietyillä yksilöillä on saman sukupuolen lajitovereihin

nähdessä” *poissulkevassa suhteessa lisääntymiseen*.⁴¹ (Darwin 1871, 256, suom. mukaillen Leikola 2015, 219). Tämä sopii Herronin ja Freemanin tulkintaan, jonka mukaan Darwin määritteli sukupuolivalinnan pariutumiseroista seuraaviksi lisääntymiseroiksi (Herron, Freeman 2015, 424).

5.4 Selviytymisen, pariutumisen ja lisääntymisen suhde

Lagerhans, Layman ja DeWitt tutkivat kahden gambusia-suvun kalalajin sukupuolielinten, genopodiumien kokoja. He huomasivat, että sukupuolten välisessä sukupuolivalinnassa *Gambusia affinis* -lajin naaraat suosivat suurempia elimiä. Tämä mieltymys esiintyi myös toisessa tutkitussa lajissa, *Gambusia hubbsissa*. Laboratorio-olosuhteissa suorittamissaan kokeissa he huomasivat suuren sukuelimen kielteisen vaikutuksen uintinopeuteen. Tästä syystä koiraiden sukuelinten koko, molemmilla lajeilla, oli suurempi petovapaassa elinympäristössä. He päättelivät sukuelimen koon ilmentävän sukupuolivalinnan ja luonnonvalinnan ”evolutiivista tasapainoa”. (Lagerhans, Layman & DeWitt 2005, 7618, 7620, 7621).

Outomuro ym. tutkivat luonnonvalinnan ja sukupuolivalinnan suhdetta sudenkorennoilla. Heidän mukaansa luonnonvalinta, jonka he samaistavat selviytymiseen, suosii yksilöitä joiden etusiivet ovat pitkät sekä kapeat ja takasiivet lyhyet ja leveät. He pitivät luultavana, että kyseinen siipien rakenne liittyy lennon ketteryyteen, nopeuteen ja tehokkuuteen. Sitä vastoin sukupuolivalinta, pariutuminen, suosii lyhyt- ja leveäetusiipisiä, mutta takasiipiensä tyviosilta kapeita yksilöitä. He katsovat tutkimuksensa osoittavan luonnonvalinnan ja sukupuolivalinnan voivan toimia vastavoimaisesti⁴² siipien ko'oissa ja muodoissa (Outomuro ym. 2016, 1590-1592).

Valintojen suhdetta tutkivissa artikkeleissa Lagerhans, Layman ja DeWitt sekä Outomuro ym. määrittelivät luonnonvalinnan selviytymiseksi ja sukupuolivalinnan pariutumiseksi ilman, että kumpikaan valinta sisältäisi kaikkia lisääntymiseroja. Molemmissa artikkeleissa valintojen suhde ilmeni selviytymisen ja pariutumisen

41 Leikolan mahdollisesti puutteellinen käännös lauseen päättävälle ilmaisulle ”in exclusive relation to reproduction” on ”nimenomaan ja ainoastaan lisääntymisprosessissa”.

42 Englanniksi ”Our work shows how natural and sexual selection can act *agonistically* or *antagonistically* on a key morphological trait such as wing size and wing shape.”

suhteena lisääntymiseen.

5.5 Kelpoisuuden ja sopeutuneisuuden suhde

Herron ja Freeman kirjoittavat, että darwinilainen kelpoisuus on ”yksilön kyky selviytyä ja lisääntyä”. Puolestaan sopeutuma on heille ominaisuus tai useampien ominaisuuksien muodostama kokonaisuus joka parantaa ”kantajansa” kelpoisuutta (Herron; Freeman 2015, 92, 384). Futuymen mukaan ”sopeuma on ominaisuus, joka parantaa kantajansa selviytymistä ja lisääntymistä” (Futuyma 2005, 247). Mayr samaistaa sopeutumisen ja darwinilaisen kelpoisuuden (Mayr 1972, 88). Krough kirjoittaa, että luonnonvalinta sopeuttaa eliöyhteisöä ympäristöönsä. Hän määrittelee kelpoisuuden yhteisön jäseniin nähden suhteelliseksi lisääntymiseksi. Luonnonvalinta on hänelle lisääntymisen kannalta myönteisten ominaisuuksien yleistymistä yhteisössä (Krough 2011, 284, 307-308). Kirjallisuus näkee luonnonvalinnan, kelpoisuuden ja sopeutumisen läheisiksi käsitteiksi.

Solomon, Berg ja Martin kirjoittavat, että sukupuolivalinta laskee eliön kelpoisuutta (Solomon, Berg & Martin 2008, 1125). Sukupuolivalintaa ja valintojen suhdetta käsitteiden tutkimusten jälkeen väite herättää kysymyksiä. Ilman sukupuolivalintaa selviytyvin on lisääntyvin. Sukupuolivalinnalla lisääntyminen koostuu kahdesta ehdosta: selviytymisestä ja pariutumisesta. Tuolloin, sukupolven sisäisesti, pariutuvien on lisääntyvin. Ylisukupolvisesti se ei ole välttämätöntä. Esimerkiksi äskeisillä kalalajeilla tämän sukupolven lisääntyvin ei välttämättä ole kelpoisin. Kelpoisin kalasuku välttää sekä yli- että alijalostumisen. Darwinhan kirjoitti, että luonnonvalinta estää sukupuolivalintaa hankkimasta liian haitallisia piirteitä. Ylijalostumista tapahtuu silloin, kun tämän sukupolven pariutuvimman jälkeläinen ei ole seuraavan sukupolven lisääntyvin. Alijalostumista käsitän tapahtuvaksi silloin, kun pariutuminen rajoittaa lisääntymistä, eikä pitkä elinikä näy jälkeläismäärässä. Mielestäni kirjallisuus samaistaa luonnonvalinnan kelpoisuuteen, aivan kuin lisääntymisenkin, valintojen suhteen kannalta hieman yksioikoisesti.

Sukupuolivalinnan sanotaan voivan vastustaa luonnonvalintaa. Koska luonnonvalinta

kuitenkin rajoittaa sukupuolivalintaa, ilmaisen asian toisin. Ylijalostuminen on mielestäni osoitus, ettei sukupuolivalinta voi vastustaa luonnonvalintaa. Vetoan valintojen valintaperiaatteellisiin eroihin. Tulkitsem luonnonvalinnan karsivaksi ja sukupuolivalinnan suosivaksi. Näen valintojen välillä valikoivuuseron: pidän selviytyvyys-perusteisen karsinnan jälkeistä yhteisöä mahdollisesti monimuotoisempana kuin täsmällisemmän mieltymysperusteisen suosivan valinnan jalostamaa yhteisöä. Yhteisön kahta pariutuvinta eliötä yhdistää saman toissijaisen sukupuoliominaisuuden korkea jalostuneisuusaste. Sen sijaan sopeutuvassa yhteisössä suhteellinen karsiutumattomuus ei edellytä yhtälaista ominaisuuksien samuutta. Ajattelen sopeutumisen seuraukseksi siitä, että sukupolvesta toiseen selviytyvin on lisääntyvin. Sukupuolivalinta voi katkaista *sopeutumisen*, koska sen myötä selviytyvimmän sijasta lisääntyvin on pariutuvvin. Sukupuolivalinta ei kuitenkaan voi vastustaa luonnonvalintaa, koska pariutuvvin ei välttämättä ole lisääntyvin ylisukupolvisesti.

Mikä on valintojen ero? Darwinilaisittain tulkitut valinnat ovat loogisesti epätasavertaisia: luonnonvalinta rajoittaa sukupuolivalintaa, mutta sukupuolivalinta ei rajoita luonnonvalintaa. Epäsopeuttavaa ominaisuutta kantava eliö ilman sukupuolivalinnallista mieltymystä on kuitenkin mahdoton. Siltikään kaikki sukupuolivalinnallisesti mahdollinen ei ole mahdollista. Näen luonnonvalinnan ja sukupuolivalinnan suhteessa yhtenevyyttä välttämättömän ja mahdollisen suhteeseen, mutta se jääköön myöhempien aikojen biologeille.

5.6 Osion päätäntö

Futuyman mukaan on yleisen tavan mukaista pitää sukupuolivalintaa luonnonvalintana. Hoquet pitää kysymystä onko sukupuolivalinta luonnonvalintaa oleellisena, mutta ei vastaa siihen ja viittaa Mayrin artikkeliin vuodelta 1972. Yhdeksästä vallitsevaa valintojen suhdetta toistavasta lähteestä kaksi perustelee sitä. Toinen niistä on Endler. Hänen mukaansa pariutumiserosta seuraava sukupuolivalinta on luonnonvalintaa, koska pariutumiserot sisältyvät kelpoisuuseroihin, jotka puolestaan ovat osa luonnonvalintaa. Sukupuolivalinnan sisältyminen luonnonvalintaan seuraa luonnonvalinnan määritelmässä käytetystä kelpoisuudesta, joka sisältää pariutumisen.

Toinen valintojen suhteen oikeuttava lähde on Stearns ja Hoekstra. He katsovat luonnonvalinnan määrittelytavasta riippuvaksi, onko esimerkiksi riikinkukon pyrstö luonnonvalinnan vai sukupuolivalinnan seuraus. He kirjoittavat, että on nykyaikaisen tavan mukaista määritellä luonnonvalinta eroiksi sekä selviytymisessä että lisääntymisessä. Nykyaikaisella tavalla määriteltynä sukupuolivalinta sisältyy luonnonvalintaan, ja riikinkukon pyrstö on luonnonvalinnan seuraus. Päättely muistuttaa Endleriä, mutta kelpoisuuden tilalla on lisääntyminen: koska kaikki lisääntymiserot ovat luonnonvalintaa, niin myös pariutumismenestyksestä seuraavat lisääntymiserot ovat luonnonvalintaa. Heidän väitteensä valintojen suhteesta nojaa nykyaikaiseen luonnonvalinnan määritelmään ja he tietävät sen. Eräs suurista tutkielmassani vastaamatta jäävistä kysymyksistä on, mistä nykyaikainen tapa määritellä luonnonvalinta on peräisin? Miksi luonnonvalinta määritellään selviytymis- ja lisääntymis- tai kelpoisuuseroiksi?

Selvitin selviytymisen ja lisääntymisen suhdetta. Stearnsin ja Hoekstran nykyaikainen selviytymisen ja lisääntymisen suhteuttaminen ja-rinnastuskonjunktioilla luonnonvalinnan määritelmässä on aineistoni perusteella yleisin. Darwinin on täytynyt tulkita käsitteiden suhde nykyaikaisesta tavasta poikkeavasti, mutta miten? Futuyma ilmaisee kuvaavasti, että selviytyminen on lisääntymisen ehto. Mutta jos selviytyvin on aina lisääntyvin ja lisääntyvin on aina selviytyvin, niin onko nykyaikainen luonnonvalinnan määritelmä kehämäinen? Huomautan, että osasta luonnonvalinnan määritelmiä selviytyminen puuttuu. Tutkielmani kannalta moinen määritelmä ei kuitenkaan ole tarkoituksen mukainen. Päädyn tulkintaan, että on darwinilaisen valintojen suhteen kannalta hyvä ratkaisu määritellä luonnonvalinta selviytymiseroista seuraaviksi lisääntymiseroiksi. Tämä luonnonvalinnan määritelmä ei yksioikoisesti sisällä kaikkia lisääntymiseroja, vain selviytymiseroista koituvat. Sukupuolivalintaa koskien huomaan pariutumisen ja lisääntymisen suhdetta voitavan kuvata samalla ilmaisulla, millä Futuyma kuvasi selviytymisen ja lisääntymisen suhdetta: myös pariutuminen on lisääntymisen ehto. Päädyn tulkintaan, että on darwinilaisen valintojen suhteen kannalta hyvä ratkaisu määritellä sukupuolivalinta pariutumiseroista seuraaviksi lisääntymiseroiksi.

Valintojen suhdetta käsittelevät artikkelit määrittelevät luonnonvalinnan selviytymiseroiksi ja sukupuolivalinnan pariutumiseroiksi. Niiden yhteys lisääntymiseroihin oletetaan. Eliöt muodostuvat ominaisuuksista ja ominaisuudet jakautuvat toisaalta luonnonvalinnallisiin ominaisuuksiin, toisaalta toissijaisiin sukupuoliominaisuuksiin. Suhde, jossa ominaisuudet ovat eliössä vastaa valintojen suhdetta, ”evolutiivista tasapainoa”. Valintojen suhteen tarkastelu edellyttää kelpoisuuden käsitettä. Kohtaan kuitenkin ongelmia, koska kirjallisuus katsoo kelpoisuuden lähes samaatarkoittavaksi kuin luonnonvalinnan. Lisäksi Solomon, Berg ja Martin ovat sitä mieltä, että sukupuolivalinta laskee eliön kelpoisuutta. Otan kantaa esittämällä kelpoisuuteen samaistuvan ”evolutiivisen tasapainon” yli- ja alijalostumisen käsittein. Lopuksi kirjoitan, ettei sukupuolivalinta voi vastustaa luonnonvalintaa, vaan se voi katkaista tai kääntää sopeutumisen. Liittyen valintojen loogiseen epätasa-arvoon, huomautan mahdollisen yhtymäkohdan luonnonvalinnan ja välttämättömän, sukupuolivalinnan ja mahdollisen välillä.

6 Päättäntö

Hosken ja House kirjoittavat, että ”sukupuolivalinta on evoluutiobiologian väärinymmärretyin käsite jota koskeva hämmennys jatkuu edelleen”. He eivät tiedä, mistä se johtuu (Hosken & House 2003, 62). Ernst Mayrin mukaan ”edelleen on jokseenkin epäselvää, miksi sukupuolivalinta oli niin laiminlyöty vuosien 1900 ja 1970 välisenä aikana” (Mayr 1992, 182-183). Mielestäni kysymys valintojen suhteesta kytkeytyy sukupuolivalinnan väärinymmärrykseen ja laiminlyötiin. Tätä historiallista kehitystä olen tässä tutkielmassa kuvannut. Koska Darwin ei kirjoittanut valintojen suhteesta tarpeeksi – tietääkseni kysymystä ei ole käsitelty – sukupuolivalinta jäi irralliseksi, epäjohdonmukaiseksi ja ristiriitaiseksi valintaopin kappaleeksi. Darwin ei myöskään määritellyt valintoja yhteismitallisiksi siten, että sekä selviytyminen että parituminen olisivat lisääntymisen ehtoja. Lisäksi Darwinin lavea kirjoitustyyli kuvaili sukupuolivalinnan luonnonvalintaan nähden vähemmän ankaraksi, vaikka näin ei ole: niin selviytymättömyydestä kuin paritumattomuudestakin seuraa lisääntymättömyys, jolla on kaikki kehitysopillinen paino.

Vallitsevan valintojen suhteen oikeutukset perustuvat niin ikään vallitseviin käsitteen määritelmiin. Vaikka Mayr kirjoittaa, että ”huolellisesti käsiteltyä sukupuolivalintaopin laiminlyönnin historiaa ei ole vielä kirjoitettu” (Mayr 1992, 183) mielestäni sukupuolivalintaopin suurimmista vastustajista Wallacesta ja Huxleystä Kottler ja Frankel ovat tehneet laajan selvityksen, joiden puitteissa heidän syynsä käyvät ilmi. Kysymys, joka on vallitsevan valintojen suhteen kannalta sitäkin tärkeämpi: mistä nykyaikainen tapa määritellä luonnonvalinta selviytymisen ja lisääntyminen rinnasteena on peräisin? Tämä jää harmillisen epäselväksi, koska vallitsevaa valintojen suhdetta syystä perustellaan sillä.

7 Lähdeluettelo

Andersson, Malte (1994): *Sexual Selection*. Princeton University Press, Chichester, West Sussex.

Arnold, Stevan James (1983): "Sexual Selection: The Interface of Theory and Empiricism". Teoksessa Bateson, Patrick (toim) (1983): *Mate Choice*. Cambridge University Press, London, 67-107.

Beer, Gavin Rylands de (toim.) (1938): *Evolution, Essays on Aspects of Evolutionary Biology Presented to Professor E. S. Goodrich on his seventieth Birthday*. Clarendon Press, Oxford.

Bell, Graham (2008): *Selection The Mechanism of Evolution*. Oxford University Press. New York. 2. painos.

Bonner, John; May Robert (1981): *Introduction*. Teoksessa Darwin, Charles (1871): *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. Princeton University Press, New Jersey.

Björklund, Mats (2009): *Evoluutiobiologia*. Suomentanut Iris Kalliola, University Press, Helsinki. (Alkuperäisteos *Evolutionsbiologi* julkaistu 2005)

Campbell, Bernard (toim.) (1972): *Sexual Selection and the Descent of Man The Darwinian Pivot*. Aldine Transaction, London.

Cronin, Helena (1991) *The Ant and the Peacock: Altruism and Sexual Selection From Darwin to Today*. Cambridge University Press, Cambridge.

Darwin, Charles (1859): *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.

Darwin, Charles (1871): *The Descent of Man, and Selection Relation to Sex*. John Murray, London.

Darwin, Charles (1909a): *The Foundations of the Origin of Species, A Sketch Written in 1842*. John Clay, University Press. Cambridge.

Darwin, Charles (1909b): *The Foundations of the Origin of Species, Two Essays Written in 1842 and 1844*. University Press. Cambridge.

Darwin, Charles (2002): *Lajien Synty*. Suomentanut A. R. Koskimies, Karisto Oy., Hämeenlinna. (Alkuperäisteos *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. 5. painos.

Darwin, Charles (2009): *Lajien Synty*. Suomentanut Pertti Ranta, Vastapaino, Tampere. (Alkuperäisteos *On the Origin of Species by Means of Natural Selection* julkaistu 1859)

Darwin, Charles (2015): *Ihmisen Polveutuminen ja Sukupuolivalinta*. Suomentanut Anto Leikola, Terra Cognita, Helsinki. (Alkuperäisteos *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* julkaistu 1871)

Dobzhansky, Theodosius (1937): *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.

Endler, John (1986): *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press, New Jersey.

Frankel, Simon J. (1994): "The Eclipse of Sexual Selection Theory" Teoksessa Porter, Roy; Teich, Mikuláš (toim.) *Sexual Knowledge, Sexual Science. The History of Attitudes to Sexuality*, 158-183.

Freeman, Scott, Quillin, Kim, Allison, Elizabeth, Black, Michael, Podogorski, Greg, Taylor, Emily & Carmichael, Jeff (2017): *Biological Science*. Pearson Education Limited. Malaysia.

Fisher (1915) "The Evolution of Sexual Preference". *Eugenics Review*, 7, 184-192.

Futuyma, Douglas (2005): *Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, USA.

Futuyma, Douglas (1982): "A Synthetic History of Biology". *Science*, 216, 842-844.

Herron, Jon; Freeman, Scott (2015): *Evolutionary Analysis*. Pearson, Essex, England.

Hoquet, Thierry (toim.) (2015): *Current Perspectives on Sexual Selection: Introduction* Springer, London, v-xv.

Hosken, David J. & House, Clarissa M. (2011): "Sexual Selection". *Current Biology*, 21, (2), R62-R65.

Huxley, Julian (1912a): "A First Account of the Courtship of the Redshank (*Totanus calidris* L.)". *Proceedings of the Zoological Society of London*. 82, (3), 647-655.

Huxley, Julian (1912b): "The Great Crested Grebe and the Idea of Secondary Sexual Characters". *Science*, 36, 601-602.

Huxley, Julian (1914): "The Courtship-habits of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*); with an Addition to the Theory of Sexual Selection". *Proceedings of the Zoological Society of London*. 84, (3), 491-562.

Huxley, Julian (1916): "Bird Watching and Biological Science: Some Observations on the Study of Courtship in Birds". *The Auk*, 33, (2), 142-161.

Huxley, Julian (1921) "The Accessory Nature of Many Structures and Habits Associated With Courtship". *Nature*, 108, 565-566.

Huxley, Julian (1922): "Sex Biology and Sex Psychology". Teoksessa Huxley, Julian (1923): *Essays of a Biologist*. Alfred A. Knopf. New York, 133-173.

Huxley, Julian (1923): "Courtship Activities in the Red-throated Diver (*Colymbus stellatus* Pontopp.); Together With a Discussion of the Evolution of Courtship on Birds". *Journal of the Linnean Society*, 35, (234), 253-292.

Huxley, Julian (1930): *Bird-watching and Bird Behaviour*. Chatto and Windus, London.

Huxley, Julian (1932): *Problems of Relative Growth*. Methuen, London.

Huxley, Julian & Teissier, Georges (1936): "Terminology of Relative Growth". *Nature*, 137 (3471), 180-781.

Huxley, Julian (1938a): "The Present Standing of the Theory of Sexual selection". Teoksessa de Beer, Gavin Rylands (toim.) (1938): *Evolution, Essays on Aspects of Evolutionary Biology Presented to Professor E. S. Goodrich on his seventieth Birthday*. Clarendon Press, Oxford, 11-42.

Huxley, Julian (1938b): "Darwin's Theory of Sexual Selection and the Data Subsumed by it, in the Light of Recent Research". *The American Naturalist*. 72, (742), 416-433.

Huxley, Julian (1942): *The Modern Synthesis*. George Allen & Unwin Ltd. London. 5. painos vuodelta 1948.

Jones, Adam G., Arguello J. Roman & Arnold, Stevan J. (2002): "Validation of Bateman's Principle: A Genetic Study of Sexual Selection and Mating Patterns in the Rough-skinned Newt". *The Royal Society*. 269, 2533-2539.

Kottler, Malcom Jay (1980): "Darwin, Wallace, and the Origin of Sexual Dimorphism". *Proceedings of the American Philosophical Society*. 124, (3), 203-226.

Kottler, Malcom Jay (1985): "Charles Darwin and Alfred Russel Wallace: Two Decades of Debate over Natural Selection". Teoksessa Kohn, David (toim.) (1985): *The Darwinian Heritage*. Princeton University Press. Guildford, Surrey, 367-432.

Koonin, Eugene (2012): *The Logic of Chance: The Nature and Origin of Biological Evolution*. FT Press Science, United States of America.

Krogh, David (2011): *Biology A guide to the Natural World*. Benjamin Cummings. Boston.

Lagerhans, R Brian, Layman, Graig A. & DeWitt, Thomas J. (2005): "Male genital size reflects a tradeoff between attracting mates and avoiding predators in two live-bearing fish species". *PNAS*. 102, (21), 7618-7623.

Lewens, Tim (2018): "The Nature of Selection: An Overview". Teoksessa Joyce, Richard (toim.) (2018): *The Routledge Handbook of Evolution and Philosophy*.

Routledge, New York, 3-18.

Mayr (1942) *Systematics and the Origin of Species From the viewpoint of a zoologist*. Columbia University Press, New York. 4. painos vuodelta 1949.

Mayr, Ernst (1963): *Animal Species and Evolution*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Mayr, Ernst (1970): *Populations, Species, and Evolution* An Abridgement of *Animal Species and Evolution*. The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge.

Mayr, Ernst (1972): "Sexual Selection and Natural Selection". Teoksessa Campbell, Bernard (toim.) *Sexual Selection and the Descent of Man The Darwinian Pivot*. Aldine Transaction, London. Sivut 87-104

Mayr, Ernst (1980): "Prologue: Some Thoughts on the History of the Evolutionary Synthesis". Teoksessa Mayr, Ernst & William B. Provine (toim) (1980): *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. Harvard University Press, Cambridge, USA, 1-48.

Mayr, Ernst (1982): *The Growth of Biological Thought*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.

Mayr, Ernst (1992): "Haldane's Causes of Evolution After 60 Years". *The Quarterly Review of Biology*. 67, (2), 175-186.

Mivart, St. George J. (1871): "Review of Darwin's Descent of Man", *Quarterly Review*. 131, 47-90.

Morgan, Thomas Hunt (1903): *Evolution and Adaptation*. McMillan, London

Morgan, Thomas Hunt (1916): *A Critique of the Theory of Evolution*. Princeton University Press, Princeton.

Morgan, Thomas Hunt (1919) *The Genetic and Operative Evidence Relating to Secondary Sexual Characters*. Carnegie Institution of Washington, Publication 285. Press of Gibson Brothers, Washington, D. C.

Morgan, Thomas Hunt (1932) *The Scientific Basis of Evolution*. W. H. Norton. New York.

Nicholson, Alexander John (1960): "The role of population dynamics in natural selection". Teoksessa Tax (toim.) *Evolution after Darwin*. Sivut 477-522.

O'Donald, Peter (1967) "A General Model of Sexual and Natural Selection". *Heredity*. 22, 499-518.

Outomuro, David, Söderquist, Linus, Nilsson-Örtman, Viktor, Cortázar-Chinarro,

Maria, Lundgren, Cecilia & Johansson, Frank (2016): "Antagonistic Natural and Sexual Selection on Wing Shape in a Scrambling Demselfly". *Evolution* 70-7, 1582-1595.

Porter, Roy; Teich, Mikuláš (toim.) (1994): *Sexual Knowledge, Sexual Science. The History of Attitudes to Sexuality*. Cambridge University Press, Cambridge.

Pycraft, William Plane (1913): *The Courtship of Animals*. Hutchinson, London.

Richards, O. W. (1927): "Sexual Selection and Allied Problems in the Inscets". *Biological Reviews*. 2, (4), 298-360.

Ridley, Mark (2004): *Evolution*. Blackwell Publishing. UK.

Romanes, George John (1892): *Darwin, and After Darwin – An Exposition of the Darwinian Theory and a Discussion of Post-Darwinian Questions*. Neljäs painos (1910) The Open Court Publishing Company, Chicago.

Selous, Edmund (1913): "The Nuptial Habits of the Blackcock (*Tetrao tetrix*) in Scandinavia and England". *The Naturalist*, 673.

Sober, Elliot (2000): *Philosophy of Biology*. Westview Press. United States of America. Toinen painos.

Solomon, Eldra, Berg, Linda & Martin, Diana W. (2008): *Biology*. Thomson Brooks/Cole. United States of America. 8. painos.

Stearns, Stephen & Hoekstra, Rolf (2000): *Evolution*. Oxford University Press, New York.

Sturtevant, Alfred Henry (1915): "Experiments on sex recognition and the Problem of Sexual selection in *Drosophila*". *Journal of Animal Behavior*. 5, 351-366.

Sturtevant, Alfred Henry (1920): "Genetic Studies on *Drosophila simulans*, I: Introduction, Hybrids with *Drosophila melanogaster*". *Genetics*, 5, 488-500.

Sydow, Momme von (2012) *From Darwinian Metaphysics towards Understanding the Evolution of Evolutionary Mechanisms. A Historical and Philosophical Analysis of Gene Darwinism and Universal Darwinism*. Universitätsverlag Göttingen, The Netherlands.

Urry, Lisa A. Cain, Michael L., Wasserman, Steven A., Minorsky, Peter V., Reece, Jane B. (2017): *Campbell Biology*. Pearson Education. United States of America. 11. painos.

Verma P. S. & Agarwal, V. K. (2004): *Cell Biology, Genetics, Molecular Biology, Evolution and Ecology*. S. Chand & Company LTD, New Delhi.

Veuille, Michel (2010): "Darwin and sexual selection: one hundred years of misunderstanding". *C. R. Biologies*. 333, 145-156.

Wallace, Alfred Russel (1856): "On the Habits of the Orang-utan in Borneo". *Annals and Magazine of Natural History*. 2, 18, (103), 26-32.

Wallace, Alfred Russel (1858) "On the Tendency of Varieties Depart Indefinitely From the Original Type" Teoksessa Wallace, Alfred Russel (1871): *Contributions to the Theory of Natural Selection: A Series of Essays*. Cambridge University Press, Cambridge (1871) Digitaalinen versio 2009.

Wallace, Alfred Russel (1868): Kirje Darwinille. Lähetetty Lontoosta osoitteesta 9, St. Marks' Crescent. Päiväty 18. syyskuuta 1868. Sivustossa Secord, James A. (2018): *Darwin Correspondence Project*, University of Cambridge, <https://www.darwinproject.ac.uk/letter/?docId=letters/DCP-LETT-6375.xml;query=unless%20you%20deny;brand=default> (22.10.2019)

Wallace, Alfred Russel (1867): "Mimicry and Other Protective Resemblances Among Animals". *Westminster Review*, 88, 1-20.

Wallace, Alfred Russel (1889) *Darwinism: An Exposition of the Theory of Natural Selection, with Some of its Applications*. Cambridge University Press, Cambridge. Digitaalinen versio 2009.

Zahavi, Amotz (1975) "Mate Selection – A Selection for Handicap". *Journal of Theoretical Biology*, 53, 205-214.